ÜBER WACHSTUM UND PHOTOTROPISMUS VON AVENA SATIVA

von

H. G. DU BUY.

Inhaltsübersicht.

1. Einleitung.

> A great deal of the discussion that goes on in biology around the traditional controversies seems to be vitiated partly because it is not taken deeply enough, partly on account of the almost universal neglect of the elementary precaution of defining the meaning of the terms used, and partly because it seems always to be conducted from the standpoint of one side or the other rather than from one of neutrality.
>
> Woodger: Biological Principles.

Die neueren Ergebnisse der Wachstumsphysiologie haben es ermöglicht, die Beziehungen zwischen Wachstum und Phototropismus näher zu untersuchen. Eine kurze Besprechung der bisherigen Auffassungen hierüber möge vorausgeschickt werden.

In den Jahren 1914, 1915 und 1918 publizierte Blaauw 3 Arbeiten, die sich mit dem Einfluss des Lichtes auf das Streckungswachstum beschäftigen. Das Ergebnis dieser Experimente wurde weiterhin von ihm dazu benutzt, mit ihrer Hilfe eine Erklärung der phototropischen Erscheinungen zu geben, die den damals gerade herrschenden Vorstellungen über dieses Problem völlig widersprach. In den Jahren vor und um 1914 herum war die, bis auf Sachs (1874, S. 806; 1880, S. 487; 1887, S. 735) zurückgehende Ansicht die, dasz der Phototropismus eine besonders geartete Reizerscheinung sei, die zwar durch ungleiches Wachstum an Licht- und Schattenseite zustande komme, im übrigen aber keineswegs mit den normalen, durch Licht und Dunkelheit beeinflussten Wachstumsprozessen zu vergleichen sei. Vielfach stellte man sich vor, dasz eine spezifische phototropische Erregung des Protoplasmas der Primärprozess der phototropischen Reaktion sei, die in Verbindung mit einer durch die Richtung des einseitigen Lichtes hervorgerufenen Polarisation des reagierenden

Organs (**Fitting**, 1907) dessen ungleiches Wachstum an Licht- und Schattenseite *sekundär* bewirke.

Die, im Gegensatz zu diesen Anschauungen stehende „**Blaauw**sche Theorie" formulierte ihr Verfasser folgendermaszen (1918, S. 187): „Die Lichtwachstumsreaktion ist die primäre, der Phototropismus die sekundäre Erscheinung, welche notwendig aus ihr erfolgt, wenn durch örtlich ungleiche Belichtung örtlich ungleiche Lichtwachstumsreaktionen entstehen".

Als „Lichtwachstumsreaktionen" sind dabei eigentlich nur die von **Blaauw** aufgefundenen und studierten Wachstumsphänomene anzusehen, d.h. jene eigenartige Beschleunigung bzw. Verlangsamung des Wachstums, die meistens nach Beginn einer Belichtung auftritt. Die allgemeinere Tatsache, dasz das Wachstum im Licht in der Regel langsamer als im Dunkeln verläuft, liegt schon fast jenseits der Grenze der gewöhnlich mit dem Begriff „Lichtwachstumsreaktion" bezeichneten Vorgänge.

Die **Blaauw**schen Arbeiten fanden einen beträchtlichen Widerhall bei den Pflanzenphysiologen, und so beschäftigte sich seit 1918 fast die gesamte Literatur über den Phototropismus immer wieder mit den darin ausgesprochenen Ansichten. Einige Autoren nahmen dafür, die meisten jedoch dagegen Stellung. Jedenfalls ist die „**Blaauw**sche Theorie des Phototropismus" bis zum heutigen Tage ein Hauptthema der Tropismen-Physiologie, und man könnte erwarten, dasz über ihr Wesen und ihre Formulierung allseits völlige Klarheit bestände. Dieses ist aber keineswegs der Fall. Vielleicht ist das teilweise darauf zurückzuführen, dasz **Blaauw** selbst an verschiedenen Stellen seiner Arbeiten verschiedene Folgerungen aus seiner Theorie bespricht, die teils weiter gesteckt, teils aber enger begrenzt sind, ohne diese jedoch zu genau definierten Postulaten zu erheben.

Die späteren Autoren haben, beim Hinweis auf **Blaauw**, darauf weniger genau geachtet, und so findet man daher, dasz schlieszlich mehrere Auffassungen in der Literatur als **Blaauw**sche Theorie Geltung haben. Einige von diesen will ich hier kurz zitieren: So sagt **Hartmann** (1927, S. 629):

„Es ist das grosze Verdienst von **Blaauw**, durch seine Arbeiten über die sog. Lichtwachstumsreaktion die Erforschung der pflanz-

lichen Reizerscheinungen aus dem Banne der groben äuszerlichen Analogie mit der Nerven- und Sinnesphysiologie der Tiere losgelöst und einer gesunden kausalen Analyse zugeführt zu haben. Die Reizphysiologie der Pflanzen kann so eventuell in absehbarer Zeit in verschiedene Teile der Physiologie des Wachstums und der Bewegung aufgelöst und der Begriff des Reizes mit allem Drum und Dran aus dieser Forschungsrichtung eliminiert werden".

Noch eine andere Auffassung, die das Postulat der Hartmannschen in sich einschlieszt, im übrigen aber enger umgrenzt ist, sei hier wiedergegeben:

„Die beim Phototropismus auftretenden Wachstumserscheinungen sind nur ‚Sonderfälle' der Vorgänge, die auch beim normalen Wachstum auftreten". (Jost 1923, S. 415; Brauner 1927, S. 97).

Diese letzte Auffassung ist wohl auf den Ausspruch Blaauws (1918, S. 178) basiert: „Die Reaktion des Wachstums auf Licht ist primär, der Phototropismus ist sekundär".

Die beiden, eben nach Hartmann und Jost bzw. Brauner zitierten Auffassungen identifiziert man nun freilich zu Unrecht mit der eigentlichen Blaauwschen Theorie. Bekanntlich finden wir schon in den älteren Arbeiten Wiesners (1878/1880; 1881) über den Phototropismus an zahlreichen Stellen die Anschauung vertreten, dasz der Phototropismus durch ungleiches Wachstum entsteht, dasz dieses ungleiche Wachstum wiederum die Folge ungleicher Lichtintensitäten an Licht- und Schattenseite ist, und dasz überhaupt der Phototropismus nichts mit den Reizerscheinungen der animalischen Physiologie zu tun hat (Wiesner 1881, S. 49, 78ff.).

Auch in anderer Beziehung kam schon Wiesner (1878, S. 201ff.; 1880, S. 23) theoretisch zu einer Auffassung, die dann später von Blaauw auch experimentell begründet worden ist. Wiesner nahm nämlich an, dasz die sog. photomechanische Induktion, d.h. die Erscheinung, dasz die eigentliche Lichtwirkung zeitlich nicht mit der Reaktion auf das Licht zusammenzufallen braucht, nicht nur die phototropische Krümmung, sondern auch die Retardation des Längenwachstums durch das Licht beherrsche. Infol-

gedessen sei es zur Erzielung einer Wachstumsbeeinflussung nicht nötig, so lange zu belichten, bis diese eintritt, sondern wie beim Phototropismus seien je nach der Intensität der Lichtquelle viel kürzere Belichtungszeiten ausreichend, um einen retardierenden Einfluss auszuüben. So kann man wohl behaupten, dasz Wiesner mit dieser Annahme bereits die Existenz der von Blaauw zuerst untersuchten Lichtwachstumsreaktionen vorausgeahnt hat.

Wie ich schon eingangs (S. 801) erwähnte, war, bevor Blaauw mit seiner Theorie an die Oeffentlichkeit herantrat, die gewöhnlich akzeptierte Theorie des Phototropismus diejenige von der spezifisch phototropischen Erregung und Polarisation: „Der Phototropismus beruht zwar auf ungleichem Wachstum von Licht- und Schattenseite, doch ist dieses kein Spezialfall des normalen Wachstums, sondern ein komplizierterer, durch das Licht erst *ausgelöster* Prozess." Mit dieser Theorie möchte ich mich aber nicht weiter beschäftigen, weil sie einen akausalen Einschlag hat und sich experimentell nicht beweisen lässt.

In letzter Zeit ist nun eine neue Theorie des Phototropismus bekannt geworden, die für die weitere Untersuchung der phototropischen Erscheinungen besonders bedeutungsvoll geworden ist und von mir später auch genauer berücksichtigt werden wird. Diese, von F. W. Went (1928, S. 100) aufgestellte Theorie, die sich allerdings vor allem auf den Phototropismus der Avena-Koleoptile bezieht, basiert auf der Bedeutung des Auxins für den Streckungsprozess der wachsenden Zellen und besagt: „Der Phototropismus kommt primär durch ungleiche Auxinverteilung zustande, letztere erzeugt dann sekundär das ungleiche Wachstum."

Dabei ist es gleichgültig, ob die ungleiche Auxinverteilung in der wachsenden Zone selber oder in einer mehr oder weniger groszen Entfernung davon entsteht; Hauptsache ist nur, dasz sie eine Wirkung des Lichtes voraussetzt, d.h.

sie kann nur dort stattfinden, wo Licht hinkommt, und Lichtabsorption vorhanden ist.

In Anlehnung an die Blaauwsche Theorie, jedoch unter Berücksichtigung der Ergebnisse der Auxinforschung wurde dann schlieszlich von Du Buy-Nuernbergk (1929, S. 808ff.; s. ferner das Zitat bei Nuernbergk 1932, S. 313) und von Van Overbeek (1932) die Ansicht ausgesprochen, dasz das Licht nicht nur auf die Verteilung des Auxins, sondern auch *unmittelbar* auf die wachsenden Zellen einwirkt und deren Dehnbarkeit bzw. Reaktionsfähigkeit beeinflusst. Diese Auffassung ist gewissermaszen eine analytische Fortführung der ursprünglichen Blaauwschen Theorie, gleichzeitig verbindet sie über den Faktor „Auxin" hin diese Theorie mit der Wentschen Theorie der ungleichen Auxinverteilung.

Für die Erklärung von den verschiedenen Krümmungstypen der Avena-Koleoptile (s. später S 882) sind beide Theorien von Belang. Es können hier nämlich die Lichtwachstumsreaktionen — das wirkende Prinzip der Blaauwschen Theorie — je nach den sonstigen Umständen durch den Einfluss des Lichtes sowohl auf die reagierenden Zellen, als auch auf die auxinproduzierenden Zellen (vgl. Went 1928, S. 91ff.) entstehen. Der erste Fall, der nur bei Anwendung groszer Lichtmengen und starker Intensitäten in Betracht kommt, soll hier vor Besprechung der eigentlichen Versuche nicht weiter berücksichtigt werden.

Was nun den zweiten, einfacheren Fall betrifft, so ist es klar, dasz die Lichteinwirkung auf die auxinproduzierenden Zellen auch bei einseitiger Beleuchtung stattfindet, sodasz dann Lichtwachstumsreaktionen entstehen. Diese fallen an Licht- und Schattenseite wohl etwas verschieden aus, doch kann der Unterschied niemals grosz sein, weil nach Nuernbergk (1927) der Lichtabfall im Spitzenteil der Koleoptile höchstens den Wert 2½ : 1 erreicht.

Nun haben zahlreiche Autoren (z.B. Lundegårdh

1922, S. 32ff.; Pisek 1926, 1928; Beyer 1927, 1928; F. W. Went 1928, S. 96ff.; Filzer 1929, S. 453ff.) nachgewiesen, dasz die bei antagonistischer Beleuchtung vorhandenen Lichtwachstumsreaktionen für wenig differierende Lichtmengen nur sehr geringe Unterschiede aufweisen. Es handelt sich dabei um solche Lichtmengen, die einseitig angewandt, 1. + phototropische Krümmungen ergeben. Auf diesen Fall übertragen, würden daher die betreffenden Unterschiede völlig unzureichend sein, um die jeweils stattfindende phototropische Krümmung erklären zu können.

Hier, bei schwacher Beleuchtung, die eine 1. + phototropische Krümmung induziert, ist also die Blaauwsche Theorie mit ihren Lichtwachstumsreaktionen nicht in der Lage, den Entstehungsprozess der Krümmung zu klären. Das kann aber dann gerade sehr gut die Wentsche Theorie, indem sie den neuen Faktor Auxinablenkung einführt, der schon bei sehr kleinen Lichtmengen wirksam ist. Dagegen lässt sich mit Hilfe der Blaauwschen Theorie in den Fällen (2. und 3. + phototropische Krümmung, s. später S 882), wo das Licht mehr oder weniger *direkt* auf die reagierenden Zellen wirkt, und der Lichtabfall bedeutend gröszer ist, oftmals sehr wohl das *Ausmasz* der Krümmung erklären.

Den eben gegebenen Ausführungen über die verschiedenen Theorien des Phototropismus lässt sich entnehmen, dasz über die Art und Weise, wie eine phototropische Krümmung zustandekommen *kann,* wenigstens in den Grundzügen einigermaszen Klarheit herrscht. Dagegen sind wir über zahlreiche Einzelheiten noch sehr mangelhaft unterrichtet, und besonders die quantitativen Beziehungen zwischen einwirkender Lichtmenge und dem *Modus* der darauf folgenden Reaktion bedürfen einer genauen Untersuchung. Im folgenden möchte ich das Ergebnis meiner experimentellen Studien über diesen Fragenkomplex, so-

weit er den Phototropismus der Avena-Koleoptile betrifft, ausführlicher mitteilen.

Den zu behandelnden Stoff habe ich in 3 Hauptabschnitte geteilt:

1. die Analyse des Faktorenkomplexes, den wir als „Wachstum" bezeichnen, und der Einfluss der wichtigsten äusseren Faktoren auszer Licht hierauf,

2. den Einfluss des Lichtes auf den Faktorenkomplex „Wachstum",

3. die Beschreibung und Analyse der phototropischen Erscheinungen mit Hilfe der unter 1. und 2. beschriebenen Daten und Ergebnisse.

Diese Einteilung ergibt sich ohne weiteres aus der eingangs besprochenen Wiesner-Blaauwschen Auffassung, nach welcher der Phototropismus ein Spezialfall des durch das Licht beeinflussten normalen Wachstums ist.

Im einzelnen fuszt meine Analyse weiterhin auf den Ergebnissen der Auxintheorie, da sie ja vor allem zu klären hat, inwieweit irgendeine gegebene phototropische Krümmung jeweils entweder gemäsz der Wentschen Theorie durch ungleiche Auxinverteilung, oder durch direkte Lichtwirkung auf die reagierenden Zellen, oder durch Kombination beider Prozesse zustande kommt. In Verbindung hiermit ist es übrigens nötig, im 1. Hauptabschnitt verschiedene Versuche zu beschreiben, die auf den ersten Blick mit dem Phototropismus in keiner näheren Beziehung stehen, sondern mehr allgemein der Klärung des Problems des Wachstums dienen. Bei näherer Betrachtung ist es aber doch wohl deutlich, dasz auch solche Fragestellungen, wie z.B. Einfluss der Temperatur oder des Aelterwerdens der Zellen auf deren Wachstum u.a.m. von Bedeutung sind, wenn man möglichst umfassend alle vorkommenden Fälle von Phototropismus analytisch aufklären will, und sich

nicht nur auf die Beschreibung einiger, besonders einfacher Erscheinungen beschränken will.

2. Methodik.

a. Allgemeines.

Die allgemeinen Versuchsbedingungen, die für den experimentellen Teil meiner Untersuchungen maszgebend waren, sind bereits bei Nuernbergk-Du Buy (1930; vgl. Nuernbergk 1933) näher beschrieben worden. Man findet dort genauere Angaben über das Dunkelzimmer, die verschiedenen Lampen, Lichtfilter und die Methode der Lichtmessung, die ich angewandt habe.

Die Versuchspflanzen entstammten meist Wasserkulturen, die nach der Methode von F. W. Went (1928, S. 14) angesetzt worden waren. Für die gläsernen Halter, in denen die einzelnen Pflanzen saszen, wurde das Wentsche Modell verwendet, das in letzter Zeit von Haagen-Smit (Abb. 4) verbessert worden ist. Als Saatgut gebrauchte ich „Siegeshafer" von Svalöf, Ernte 1931.

b. Auxin-Analyse.

Die Wuchsstoffanalyse erfolgte prinzipiell nach der von F. W. Went (1928, S. 17ff., 22ff.) beschriebenen Methode. Die genaue Unterteilung der gröszeren Agar-Plättchen in die 12 Einzelblöckchen, die nachher auf die Reaktionspflanzen gesetzt werden, geschah aber mit Hilfe des von Dolk (1930, S. 14) angegebenen Apparates. Die Grösze der benutzten Agar-Würfelchen betrug: 0,62 mm Dicke und 1,5 × 1,5 mm Oberfläche.

Für diejenigen Wuchsstoffversuche, bei denen Auxin zugefügt werden musste, gebrauchte ich meistens Urin-Auxin. Dieses stellte mir Herr Dr. Haagen-Smit freundlichst zur Verfügung.

Zum Dekapitieren benutzte ich gewöhnlich die von

Van der Wey (1931) beschriebene Dekapitationsschere. Mussten die Koleoptilen in bestimmter Entfernung von der Spitze dekapitiert werden, so diente dazu der von Dolk (1930, S. 48) konstruierte Apparat. Hier wurde dann mit einem gewöhnlichen Gilette-Rasiermesserchen dekapitiert.

Dekapitationsmaschine.

Sowohl bei Anwendung der Dekapitationsschere von Van der Wey als auch des Apparates nach Dolk ist es, zumal bei etwas tieferer Dekapitation nicht möglich, eine völlig gleichmäszige Schnittfläche auf dem Koleoptilstumpf zu erhalten. Der Schnitt darf ja nicht ganz durchgeführt werden, um nachher noch das Herausziehen des Primärblattes zu ermöglichen. Man bricht in der Regel nach dem Anschneiden die Koleoptilspitze ab, aber gerade dadurch wird die Schnittfläche etwas uneben. Dies ergibt für manche Versuche, besonders solche, die mit „regenerierten" Koleoptilstümpfen ausgeführt werden sollen, Nachteile. Ich habe daher eine kleine Dekapitationsmaschine konstruiert, bei der die einseitig drückende Bewegung des Rasiermesserchens durch eine allseitig ziehende ersetzt worden ist.

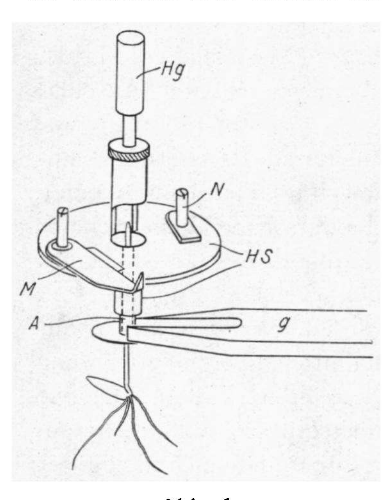


Abb. 1.

Wie Abb. 1 zeigt, besteht die Dekapitationsmaschine aus 2 Teilen, einer innen durchbohrten Achse A, und einer mit einer Scheibe versehenen Hülse HS, die über die Achse geschoben und auf ihr gedreht werden kann. Die Achse A wird von einer Gabel getragen, durch die Durch-

bohrung wird die zu dekapitierende Koleoptile gesteckt. Die Gabel ist ihrerseits an einem hinauf und herab schraubbaren Gestell befestigt, oder sie wird an Stelle der Platte des eben erwähnten Dolkschen Apparates (1930, S. 49, Abb. 7, E) angebracht, sodasz sie selbst feststeht, dagegen die Koleoptile hinauf und herunter geschoben wird. Durch Höher- oder Tieferstellen der Gabel bzw. der Koleoptile wird dann erreicht, dasz die Koleoptilspitze mehr oder weniger über den oberen Rand der Achse hinausragt. Nunmehr wird die Hülse mit der Scheibe über die Achse geschoben, bis sie einen Anschlag trifft. Die obere Scheibenfläche schneidet dann gerade mit dem oberen Rand der Achse ab. Auf der Scheibe befindet sich ein kleiner, mit einer Rasierklinge versehener Messerhalter M, der nach der Mitte hin bis zu einem verstellbaren Anschlag N eingeschlagen werden kann.

Man schlägt nun den Messerhalter soweit ein, dasz seine Klinge die Koleoptile in gewünschter Tiefe einschneidet. Dreht man dann mittels des Handgriffes HG die Scheibe um die Achse, so macht die Klinge einen kreisförmigen Schnitt in die Koleoptile. Je nach der Tiefe des Einschneidens kann der Schnitt so geregelt werden, dasz nur die eigentlichen Koleoptilwände durchschnitten werden, während das Primärblatt in der Mitte unverletzt bleibt. Die so erzielte Schnittfläche ist ganz gleichmäszig und nicht deformiert, da der Schnittdruck überall gleichmäszig gewirkt hat.

Vorrichtung zur lokalen Erhitzung von Koleoptilen.

Später sollen einige Versuche beschrieben werden, bei denen ich die Wirkung einer lokalen Erhitzung auf den Auxintransport in der Koleoptile untersucht habe. Dabei wurde folgende Vorrichtung benutzt (Abb. 2).

Ein ca. 12 cm langer und 5 mm dicker Aluminiumstab ist am einen Ende mit einem Handgriff versehen, am anderen

Ende aber gabelförmig ausgeschnitten und auf etwa 3 mm Dicke verschmälert. Durch die Oeffnung der Gabel kommt das Versuchsobjekt. Ueber den Aluminiumstab ist verschiebbar ein kleiner, 25 mm langer Spulenkörper S aus Kupfer gesteckt. Dieser trägt auf einer Isolationslage von Glimmer einige Windungen von Nickelchromdraht (ø = 0,2 mm; Widerstand = 14-15 Ohm). Die Heizwindungen werden über einen Lampenwiderstand von 100 Watt mit dem Netz (220 Volt) verbunden. Durch Näher- oder Weiterwegrücken des Spulenkörpers von dem gabelförmigen Ende des Aluminiumstabes lässt sich dort die Temperatur beliebig variieren, da Aluminium die Wärme weniger gut als Kupfer leitet.

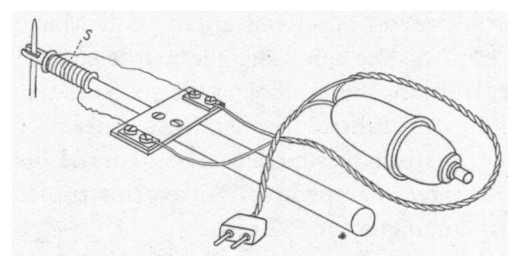


Abb. 2.

Die Temperaturen, die in dieser Weise auf die Koleoptilen einwirkten, wurden folgendermaszen gemessen:

Um die Bulbe eines kleinen Thermometers wurde ein mit einer Zunge versehener Metallring gelegt. Die Metallzunge war so breit wie die Aluminiumgabel und passte gut in den Gabelausschnitt hinein. War die Zunge 4,5 mm lang, und wurde sie in direkten Kontakt mit der Gabel gebracht, so zeigte das Thermometer 55° C an. Bei indirektem Kontakt aber, mit einer etwa ½ mm dicken Luftschicht zwischen Gabel und Zunge betrug die Temperatur nur 41° C. War die Zunge des Thermometers 8 mm lang, so erhielt man bei direktem Kontakt 47° C, bei indirektem Kontakt 31—34° C.

Bestimmung der Temperatur von beleuchteten Koleoptilen.

Im Anschluss an das eben Gesagte sei noch erwähnt, dasz ich in mehreren Versuchen auch die Temperatur von beleuchteten Pflanzen gemessen habe. Es könnte wohl möglich sein, dasz bei starker Beleuchtung eine gewisse Temperaturerhöhung auftritt, auf deren Reçhnung man mehr oder weniger die Aenderungen in dem physiologischen Verhalten der Versuchsobjekte hätte setzen müssen, die man sonst einfach der Wirkung der Beleuchtung zuschreiben würde. Diese Messungen wurden nach der von Nuernbergk beschriebenen Weise (1933, S. 929ff.) ausgeführt.

Ich gebrauchte ein nadelförmiges Thermoelement mit 2 Lötstellen, bestehend aus Konstantan- und Manganindraht von je 0,5 mm ø. Die eine Lötstelle wurde einfach ± 8 mm tief in die Höhlung einer Koleoptile, 3 Stunden nach der Dekapitation eingeführt. Der Einfluss einer Verwundung wurde also praktisch vermieden. Die andere Lötstelle hielt ich auf bekannter Temperatur. Anzeigeinstrument war das Schleifengalvanometer von Zeiss.

c. *Messung des elektrischen Potentials in der Pflanze.*

Zur Prüfung der öfters geäuszerten Ansicht (vgl. Brauner 1927, S. 397; Waller 1900/01), dasz einseitige Belichtung von Pflanzenteilen verschiedene Potentiale zwischen Licht- und Schattenseite erzeugt, benutzte ich das Röhrenvoltmeter der Abb. 3. P ist die mit den Wurzeln in Wasser befindliche Koleoptile, L soll den sie einseitig treffenden Lichtstrahl andeuten. Als Elektroden dienten angelegte, chlorierte Silberdrähte. Die Pflanze bildete den Gitterkreis. Als Verstärkerröhre wurde gebraucht: Philips A 415.

Die Anodenspannung betrug etwa 80 Volt. Die Aenderung der Stromstärke im Anodenstromkreis wurde durch Kompensation mittels eines tragbaren Nullinstrumentes von Leeds & Northrup gemessen.

Durch Variieren des Widerstandes VW wurde der in der Abzweigung über das Nullinstrument fliessende, dem Anodenstrom entgegengesetzte *Meszstrom* so eingestellt, dasz er gerade den durch die Abzweigung fliessenden Teil des Anodenstroms kompensierte, und der Galvanometerzeiger auf 0 stand. Es blieb dann der Widerstand des äusseren Anodenstromkreises ungeändert und infolgedessen die Spannung an der Anode konstant. Die angelegte Gitterspannung wurde dann empirisch aus der Aenderung von VW ermittelt.

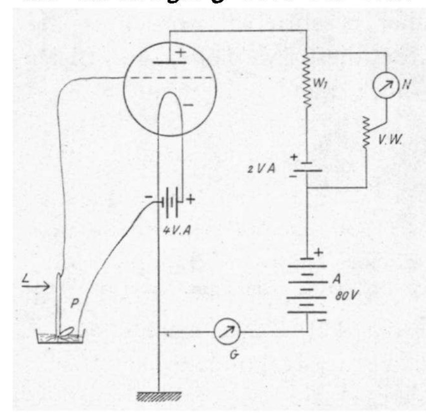


Abb. 3.

G = Galvanometer.
N = Nullapparat.
P = Pflanze.
L = Richtung des Lichtes.
W_1 = Widerstand 1080 Ω.
VW = Variab. Widerstand.
A = Anoden-Batterie.

Eine Änderung des Potentials zwischen Licht- und Schattenseite von beleuchteten Pflanzen konnte ich indessen auf diese Weise nicht konstatieren.

d. Messung und Registrierung von Wachstum und Krümmungen.

Die Krümmungen wurden, soweit es sich um Wuchsstoff-Krümmungen von Reaktionspflanzen handelte, nach der F. W. Wentschen Methode (1928, S. 25) mittels photographischen Schattenbildes und Transporteurs gemessen. Auch bei einigen Versuchen zur Bestimmung des Schwellenwertes (Reizschwelle) der phototropischen Reaktion für verschiedenfarbiges Licht kam diese Methode zur Anwendung.

Bei den übrigen Versuchen bediente ich mich der kinematographischen Registriermethode, die von Nuernbergk-Du Buy (1930; 1933) näher beschrieben worden ist. In gewissen Einzelheiten wurde diese Methode, wie gleich beschrieben werden wird, noch weiter ausgebaut.

Kinematographische Registrierung von Lichtwachstums-Reaktionen.

Nuernbergk-Du Buy (1930, S. 490) haben auf die Möglichkeit hingewiesen, dasz die von Sierp (1921), Koningsberger (1922, S. 98, Versuch 188*c*, 207*d*), Van Dillewijn (1927), Bergann (1930) u.a. beobachteten sog. kurzen (primären) Lichtwachstumsreaktionen der Avena-Koleoptile wenigstens teilweise auf Messfehler zurückzuführen sind, die durch die Nutationen der Versuchsobjekte verursacht werden (vgl. dazu auch Dolk 1930, S. 24). Es war deshalb wünschenswert, den Lichteinfluss auf das Wachstum auch einmal mittels der kinematographischen Methode zu untersuchen, da diese die Nutationen besser als die anderen Methoden der Wachstumsmessung zu erfassen gestattet.

Hierfür musste ihre Genauigkeit so hoch wie möglich getrieben werden. Am besten konnte das dadurch geschehen, dasz die zu registrierenden Pflanzen bereits vergröszert photographiert und nachher bei der Ausmessung wieder so viel wie möglich vergröszert werden (vgl. Nuernbergk-Du Buy 1933, S. 1001).

Nun konnte ich leider kein gröszeres Format als das der normalen Kinofilmbildchen (18 × 24 mm) benutzen. Photographierte ich dann aber eine Avena-Koleoptile in etwa 2-3facher Vergröszerung, so kam nur ein Teil der Pflanze auf das Bildfeld. Infolgedessen musste für das spätere Ausmessen auszer dem Versuchsobjekt auch noch eine Hilfsmarke mit photographiert werden, die von der Basis der Pflanze (welche nicht mehr aufs Bild kommt)

einen konstanten Abstand hat. Ich gebrauchte dafür die in Abb. 4 dargestellte Vorrichtung.

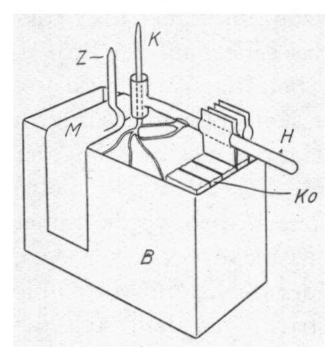


Abb. 4.

B ist ein kleiner, aus Zinkblech gefertigter Wasserbehälter zur Aufnahme der Wurzeln der Koleoptile K. Diese befindet sich in dem gläsernen Halter H. Derselbe ist seinerseits mittels einer Metallklammer und dem Korken Ko an dem Behälter B befestigt. Ueber B ist auszerdem noch ein federndes Metallstück geklemmt, das eine zeigerförmig gestaltete Zunge Z trägt. Diese Zunge wird vor dem Versuch so zurecht gebogen, dasz ihr Endstück nachher im Bildfeld sichtbar ist. Die Koleoptile selbst wird nahe ihrer Spitze mit einer Messmarke versehen. Bei der Registrierung wird sie so aufgestellt, dasz ihre Schmalseite photographiert wird. Der Koleoptilhalter H steht dann parallel zur Bildfläche. Auf diese Weise können die Nutationen, die fast ausschlieszlich in der Ebene der kleinen Koleoptilachse, in unserem Falle also in der Bildebene erfolgen, durch eine Bewegung der Koleoptilspitze zu oder von der Zunge weg leicht kontrolliert werden.

Abb. 5 zeigt als Beispiel ein paar derartig gewonnene Bilder aus einem Registrierfilm. Die Vergröszerung der Koleoptile war hier, wie sich aus dem Stück der mitaufgenommenen mm-Skala ersehen lässt, etwa 2,6—2,7 fach.

Die Ausmessung der vergröszert *projizierten* Filmbilder erfolgte, soweit es sich um die Registrierung von Lichtwachstumsreaktionen handelte, mittels eines biegsamen Lineals. Dieses Lineal war um einen Fixpunkt drehbar. Ich vergröszerte die Filmbilder so viel (ca. 85 mal), dasz das Ende der Koleoptile in etwa 225 facher natürlicher Grösze auf dem Projektionsschirm zu sehen war.

Es wurde nun ein Filmbild eingestellt, bei dem das sichtbare Stück der Koleoptile völlig senkrecht stand. In Richtung der Verlängerung der Koleoptilmediane über das projizierte Bildfeld hinaus wurde das Lineal auf der Projektionsfläche in seinem Drehpunkt befestigt, und zwar so, dasz sich dieser etwa 1 m von der Koleoptilspitze entfernt befand. Er lag etwa dort, wo die Hauptwachstumszone der Pflanze anfängt. Bewegte sich dann die Koleoptile infolge der Nutation etwas nach links oder rechts, so wurde immer derart abgemessen, dasz zuerst das Lineal so viel verbogen wurde, bis es mit der Richtung der Koleoptil-Mittellinie kongruierte, und dann der Teilstrich, auf dem sich die Koleoptil-Marke befand, abgelesen wurde.

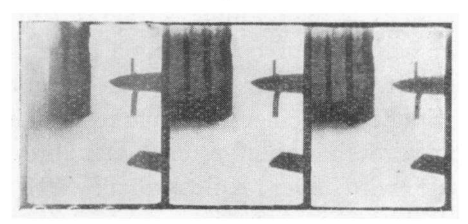


Abb. 5.
Erklärung: Siehe den Text.

Jedes Filmbild wurde immer so eingestellt, dasz die Spitze der Metallzunge Z auf der Projektionsfläche genau auf den gleichen Punkt zu liegen kam. Infolgedessen hatte auch der fixierte Drehpunkt des Lineals einen konstanten Abstand von der (unsichtbaren) Basis der Pflanze. Man könnte einwenden, dasz das Lineal hätte länger genommen werden müssen, sodasz sein Fixpunkt dort zu stehen gekommen wäre, wo sich ungefähr die Basis der Koleoptile befindet. Dann hätte man aber mit einem sehr langen Lineal (ca. 3 m lang) arbeiten müssen. Zudem sind die Nutationen bei Avena verhältnismäszig klein, sodasz sich die oben beschriebene Meszmethode in der Praxis als genügend exakt erwies. Die möglichen Fehlerquellen liegen

in der Präzision, mit der man ein neues Bild auf der Stelle des alten einstellt, und in der Genauigkeit, mit der man die Abstände auf der Projektionsfläche abliest.

Meszrad zur Ausmessung von Krümmungen.

Nuernbergk-Du Buy (1930; 1933) haben für das Ausmessen solcher Filmbilder, die Krümmungsvorgänge wiedergeben, ein elektrisch arbeitendes Meszrad empfohlen. Anfangs habe ich diesen Apparat auch benutzt, doch geriet er später in Unordnung. Von einem Wiederinstandsetzen wurde zunächst abgesehen und probiert, ob sich nicht ein rein mechanisch (ohne elektrischen Strom) arbeitendes Messrad mit Substraktionseinrichtung (vgl. Nuernbergk-Du Buy 1930, S. 483; 1933, S. 986) schaffen liesse. Schlieszlich wurde von Herrn P. A. de Bouter der folgende Apparat konstruiert (Abb. 6).

Ein geriffeltes Rad A zum Abfahren der zu messenden Abstände hat einen Umfang von 100 mm. An seiner Innenseite trägt es einen 100-teiligen Zahnkranz, durch den die ebenfalls 100-zähnigen Räder B, C und D in gleich schnelle Umdrehung versetzt werden. Eine schräg stehende, in eines dieser Räder eingreifende Blattfeder sorgt dafür, dasz sich das ganze Zahnradsystem nur in einer Richtung drehen lässt. Die Achse des Rades C trägt ferner noch ein 10-zähniges Ritzel, das in die 100-zähnigen Räder E und F eingreift. Infolgedessen entspricht einer Umdrehung des Abfahrrades A 1/10-Umdrehung der Räder E und F. Die Räder B und D dienen zum Ablesen der mm, die Räder E und F zum Ablesen der Dezimeter. Die zugehörigen Zeiger sind jedoch nicht fest, sondern nur lose mit den Achsen der 4 Räder verbunden, und zwar mittels kleiner, über die Achsstümpfe geschobener Hülsen. Diese Hülsen tragen auszerdem noch jede ein Herzstück H, auf dem eine Blattfeder angebracht ist. Die Blattfeder drückt gegen den Achsstumpf und sorgt

dafür, dasz bei Drehung der Zahnräder die zugehörigen Zeiger mitgenommen werden.

Um nun die Zeiger auf O stellen zu können, sind zwei, mit Handgriffen G-G versehene Schieber S-S vorhanden.

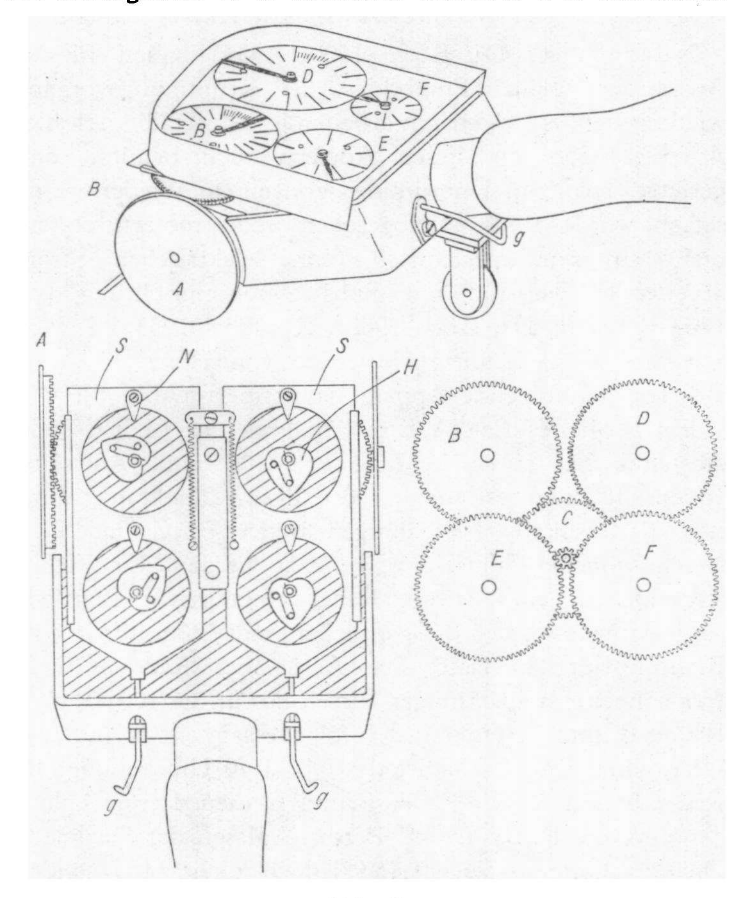


Abb. 6.

Jeder Schieber hat zwei kreisförmige Oeffnungen, in deren Mitte sich in Ruhestellung die Herzstücke und Zahnradachsen befinden. 2 Spiralfedern sorgen für die

Innehaltung der Ruhestellung, sofern nicht an den Handgriffen gezogen wird. Wird das aber getan, so stoszen 4, an der Peripherie der 4 Oeffnungen befindliche Nocken gegen die Herzstücke. Da nun die äuszere Form jedes der Herzstücke zwei zusammengefügten, symmetrischen Teilen einer Archimedischen Spirale entspricht, so treffen die Nocken den Rand der Herzstücke nie genau im rechten Winkel, sondern immer mit einiger, aber konstanter Abweichung davon. Infolgedessen wirkt auch der durch die Nocken ausgeübte Druck auf die Herzstücke schiefwinklig auf diese ein, und diese drehen sich, die Zeiger mitnehmend, der Richtung des kleinsten Widerstandes folgend, bis die Nocken an der Einsenkung des Randes der Herzstücke angekommen sind. Eine weitere Drehung ist dann nicht möglich; die Zeiger stehen aber nunmehr auf 0.

Man kann auf diese Weise jeweils die beiden, zu den Zahnrädern B-E, oder den Rädern D-F gehörigen Zeiger auf 0 stellen. So sind Substraktionen leicht möglich: man lässt z.B. zur Ermittlung der Totalstrecke die Zeiger D-F durchlaufen und misst durch die Zeiger B-E, die man jedesmal wieder auf 0 setzt, die Einzelstrecken, aus denen die Totalstrecke zusammengesetzt ist. Mit einer vollen Umdrehung der Dezimeter-Zeiger E-F misst man eine Länge von 1 m.

Um die Zeigerstellung bei schwacher Beleuchtung leicht ablesen zu können, sind die Zifferblätter weiss und die Zeiger schwarz gehalten. Ein Bestreichen der Zifferblätter bzw. Zeiger mit Leuchtfarbe erwies sich als unnötig.

3. Das Wachstum der Avena-Koleoptile unter dem Einfluss verschiedener äusserer Faktoren auszer Licht

Allgemeines über die Faktoren, welche das Streckungswachstum bestimmen.

Bei dem Wachstum der Koleoptile treten hauptsächlich folgende 3 Vorgänge auf: In ihrer Spitze wird Auxin gebildet. Dieses strömt durch die Parenchymzellen nach

der Basis ab und wird dabei nach und nach verbraucht, wobei sich das eigentliche Streckungswachstum abspielt.

Der Verbrauch des Auxins ist weithin abhängig von dem jeweiligen momentanen Zustand der Zellen. Letzterer ist ein Faktorenkomplex, der als solcher keineswegs in unmittelbarer Abhängigkeit zu dem Auxinfaktor steht, sondern diesem gleichsam mehr koordiniert ist, wie aus den Versuchen hervorgehen wird.

Diese Koordination ist, wie ich nachher noch zeigen will, analytisch nicht so einfach zu erfassen. Am meisten fallen auch hier immer die direkten Reaktionen ins Auge, welche man zwischen herangeführtem Auxin und den dadurch verursachten Aenderungen im jeweiligen Zustand der Zellen vorfindet.

Es ist daher zweckmäszig, den Faktor Auxin als Ausgangspunkt der Analyse zu wählen.

Wenn man das tut, kann man die Beziehungen zwischen Auxin und Streckungswachstum folgendermassen fassen:

Das Streckungswachstum wird u. a. abhängig sein:

I. von derjenigen Menge Auxin, welche in einem bestimmten Augenblick in den wachsenden Zellen anwesend ist. Diese ist ihrerseits abhängig:

1. von der Auxinabgabe der Spitze,
2. von dem Auxintransport zu den sich streckenden Zellen.

II. von der Ausnutzungs-Kapazität des zur Verfügung stehenden Auxins, d.h. dem Auxinverbrauch der sich streckenden Zellen in Abhängigkeit von deren jeweiligem allgemeinen Zustand.

Unter Berücksichtigung des eben Gesagten führt man die Besprechung der Versuche über das Streckungswachstum am besten nach folgendem Schema durch:

1. Auxinabgabe .... § 1
2. Auxintransport .... § 2
3. Auxinwirkung .... § 3

§ 1. *Wachstum und Auxinabgabe.*

Die Wuchsstoffmenge, welche pro Zeiteinheit von der Koleoptilspitze abgegeben wird, ist von verschiedenen äuszeren und inneren Faktoren abhängig. Von diesen untersuchte ich: Temperatur, Konzentration am Entstehungsort und Alter.

a. Auxinabgabe in Abhängigkeit von der Temperatur.

Tab. 1 zeigt die Abhängigkeit der Auxinabgabe von der Temperatur. Jedesmal wurde die Abgabe während einer Stunde gemessen. Vorher befanden sich aber die Spitzen schon 1—1½ Std. lang in der betreffenden Temperatur, um etwaige kurz dauernde Einflüsse der plötzlichen Temperaturänderung auszuschalten, und um die Spitzen sich langsam auf die Temperatur der Umgebung einstellen zu lassen.

Die Produktion folgt, wie man erwarten konnte, im grossen und ganzen dem Verlauf einer Optimumkurve. Die Temperaturerhöhung bewirkt zuerst eine Steigerung, dann aber eine Verminderung der Auxinbildung. Bei ca. 40° C. ist die Produktion schlieszlich völlig sistiert.

Für niedrigere Temperaturen war die Akklimatisierungszeit von 1 Std. (siehe die Versuche 1—4) noch nicht ausreichend. Diese Tatsache ist wohl verständlich, da ja eine Temperaturänderung von nur wenigen Graden bei allen, unter normalen Verhältnissen konstant verlaufenden physiologischen Prozessen (Atmung usw.) zeitweilig Schwankungen in ihrem Ablauf hervorbringt. Wo nun bei niedrigeren Temperaturen die Gleichgewichtseinstellung mehr Zeit erfordert, dauern natürlich auch die Schwankungen länger.

Bei den beiden Versuchen mit längerer Akklimatisierungszeit treten diese Schwankungen kaum mehr in Erscheinung, und die erhaltenen Werte für die Auxinbildung stimmen besser mit der Gestalt der Optimumkurve überein.

TABELLE 1.

Auxinabgabe in Abhängigkeit von der Temperatur.

Kursiv gedruckt: Temperatur der Kontrollpflanzen.

Die Zahlen zwischen Klammern geben die Zahl der gekrümmten Reaktionspfl. an. Akklimatisierungszeit 1 Std.

26.4.'32. Temperatur	14°	*22°*	26°	33°	34°	44°	—
Krümmung.....	0°	17.4° ± 1.2	14.7° ± 0.9	22.1° ± 0.9°	18.6° ± 0.7	0°	—
Anzahl Reaktionspfl.	12	8 (7)	12 (12)	12 (11)	12 (11)	12	—
29.4.'32. Temperatur	16°	19°	*22°*	32°	37°	39°	41°
Krümmung.....	11.8° ± 0.4	12.5° ± 0.7	16.1° ± 0.8	9°.0	0°	3.4° ± 0.9	9.3° ± 0.9
Anzahl Reaktionspfl.	12 (8)	12 (12)	12 (11)	12 (6)	12	12 (5)	10 (6)
30.4.'32. Temperatur	*29°*	32°	—	—	—	—	—
Krümmung.....	13.4° ± 0.4	13.5° ± 1.2	—	—	—	—	—
Anzahl Reaktionspfl.	11 (5)	11 (11)	—	—	—	—	—
10.5.'32. Temperatur	*22°*	27°	33°	37°	44°		
Krümmung.....	13.9° ± 1.1	19.7° ± 1.5	12.0° ± 1.1	10.0° ± 0.4	0°	—	—
Anzahl Reaktionspfl.	9 (9)	12 (9)	12 (11)	23 (8)	24	—	—

Akklimatisierungszeit 1.5 Std.

9.1.'33. Temperatur	7°	11°	15°	*19.5°*	—	—	—
Krümmung.....	13.3° ± 0.7	12.9° ± 0.7	14.5° ± 0.9	23.0° ± 0.6	—	—	—
Anzahl Reaktionspfl.	9 (9)	16 (14)	15 (13)	16 (15)	—	—	—
13.1.'33. Temperatur	3°	10°	15°	*22°*	—	—	—
Krümmung.....	6.5° ± 0.7	8.2° ± 0.8	16.8° ± 0.1	20.3° ± 0.6	—	—	—
Anzahl Reaktionspfl.	18 (17)	20 (15)	18 (17)	18 (17)	—	—	—

Im Gegensatz zu niedrigeren Temperaturen laufen bei höherer Temperatur die meisten Prozesse schneller ab, und das neue Gleichgewicht stellt sich hier eher ein. Nun wirken aber hohe Temperaturen bei längerer Dauer schädigend. Das ist aus einem Versuch ersichtlich, dessen Werte in Abb. 7 kurvenmäszig wiedergegeben sind. Die Kurve der Auxinabgabe hat einen stark geneigten Verlauf, so wie er in der Regel stets für physiologische Prozesse bei höheren Temperaturen gültig ist: je länger diese dauern, um so schädlicher wirken sie. (Der abweichende Wert bei 41° C. wird wohl mit dem Absterben zusammenhängen. Auch Van der Wey (1932, S. 474) stellte ähnliches fest).

Zum Vergleich ist in der Abb. 7 die Produktion bei 22° C. als fast horizontal verlaufende Linie mit aufgenommen worden (vgl. Du Buy 1931, S. 281 und Van der Wey 1931, S. 889, dessen Angaben allerdings die Produktion von Zea Mays-Koleoptilspitzen betreffen). Alle Produktionswerte sind hier nicht in Prozenten, sondern in Krümmungsgraden der Reaktionspflanzen ausgedrückt worden.

Man könnte übrigens denken, dasz vielleicht die abgegebene Auxinmenge deshalb mit der Temperatursteigerung zunimmt, weil die Zellen, welche unter den produzierenden Zellen in der 2 mm langen Spitze liegen, den Transport beschleunigen, sodasz auf diese Weise die gemessene Erhöhung der Abgabe zustandekommt. Da nun aber das Auxin durchschnittlich pro Stunde einen Weg von 10 mm zurücklegt, so würde die etwaige Transportbeschleunigung bei 2 mm Spitzenlänge nur während etwa 10 min eine Erhöhung der Abgabe ergeben. Nachher könnte ja auch bei schnellerem Transport nicht mehr transportiert werden als produziert wird.

Es wäre schlieszlich noch möglich, dasz der wirksame Transportquerschnitt (s. van der Wey 1932, S. 484, 490) bei niedrigerer Temperatur für die bei gleich bleibender Auxinproduktion abzuführende Wuchsstoffmenge

relativ zu klein und erst bei höherer Temperatur wohl ausreichend ist, sodass dadurch die Aenderung der Abgabe erfolgt. Indessen ergibt sich aus Versuchen von van der Wey (s. du Buy-Nuernbergk 1932, S. 507) dasz die transportierte Auxinmenge bis zu ziemlich hohen Konzentrationen mit der Konzentrationszunahme parallel ansteigt. Es ist daher unwahrscheinlich, dass der wirksame Transportquerschnitt in unserem Fall irgend eine Rolle spielt.

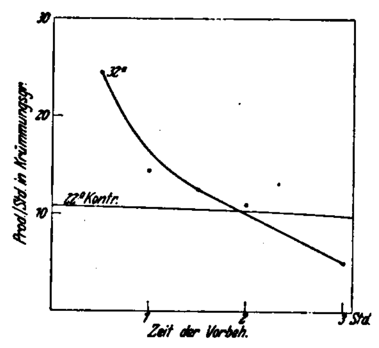


Abb. 7. Kurve der Auxinabgabe während 1 Stunde bei 32° C. nach verschieden langer Dauer der Vorbehandlung, bezogen auf die Abgabe bei 22° C. als Standard.

Aehnliche Ergebnisse, wie ich sie eben für die Auxinproduktion beschrieben habe, hatten auch die Versuche von Tsi Tsung Li (1930) über die Regeneration der Auxinabgabe nach Dekapitation. Hier tritt ebenfalls das Wachstumsminimum nach dem Dekapitieren und das dann folgende Wachstumsmaximum zu verschiedenen Zeiten auf, welche in Abhängigkeit von der Temperatur stehen.

b. Auxinabgabe in Abhängigkeit von der Auxinkonzentration in bestimmten Abständen von der Spitze.

Man kann aus verschiedenen Tatsachen den Schluss ziehen, dasz sich die Auxinkonzentration in der Koleoptile mit zunehmender Entfernung von dem Bildungszentrum verringert. Z. B. fand van der Wey (1932, S. 437 ff.) bei einigen Transportversuchen, dasz in Zylinderchen, durch die Auxin von einem auxinhaltigen zu einem auxinfreien Agarplättchen transportiert wurde, immer etwas von dem

hineindiffundierenden Wuchsstoff verschwand. Ob dieser nun dabei stets für die Zellstreckung verwendet wird, ist eine noch ungelöste Frage. Es lässt sich auch annehmen, dasz das Auxin teilweise in den Zellen in andere chemische Formen umgesetzt bzw. inaktiviert wird.

Es ist nun möglich, dasz die Auxinbildung als solche von der Möglichkeit des Abführens der erzeugten Auxinmengen abhängig ist. Folgende Versuche mögen das verdeutlichen:

1. Wird eine abgeschnittene Spitze 1, 2, 3 usw. Stunden lang auf dem gleichen Agarplättchen stehen gelassen, so erhöht sich nach ungefähr 2 Std. die an das Agarwürfelchen abgegebene Auxinmenge nicht mehr. Setzt man dagegen die Spitze alle 2 Std. auf ein neues Agarblöckchen, so erhält dieselbe Spitze ihr Produktionsvermögen während ca. 8 Std. aufrecht. Ich habe dieses Faktum früher schon bei Avena-Koleoptilen (1931, S. 279) nachgewiesen, weiter hat van der Wey (1931, S. 889) dasselbe auch bei Zea Mays-Koleoptilen beobachtet. Wahrscheinlich handelt es sich hier um die Beeinflussung einer Gleichgewichtsreaktion: (Auxin)-Vorstadium $\longleftrightarrow$ Auxin.

Aus diesem Versuch kann man schliessen, dasz bei Verhinderung der Auxin-Abfuhr die Wuchsstoffkonzentration im Agar so grosz wird, dasz die eben erwähnte Gleichgewichtsreaktion nicht mehr im Sinne der Auxin-Komponente weiter laufen kann.

2. Versieht man dekapitierte Koleoptilen einseitig mit einer geringen Menge Auxin, so wandert die Krümmung nicht ganz bis zur Basis herab. Ehe das Auxin diese erreichen kann, ist es schon verbraucht. Setzt man dagegen die doppelte Auxinmenge auf, so verschiebt sich die Krümmung bei nicht zu langen Pflanzen wohl bis zur Basis. In diesem Fall ist also das Auxin in der Basis „limiting factor", in der Spitzenzone dagegen nicht (vgl. S. 839).

Beeinträchtigt ein innerer oder äuszerer Faktor bei der intakten Pflanze die Auxinabfuhr, so wird natürlich die

Auxinproduktion in der Zeiteinheit gleichfalls mehr oder weniger herabgesetzt. Ich werde auf die eben gemachten Abgaben zurückgreifen, wenn ich nachher die Lichtversuche über die Auxinbildung bespreche.

c. Auxinabgabe in Abhängigkeit vom Alter der Koleoptile.

Ueber die Auxinabgabe abhängig vom Alter der Pflanze unterrichtet Tab. 2.

TABELLE 2.

Auxinabgabe im Abhängigkeit vom Alter der Pflanzen.

Datum				
31.3.'32.	2 Spitzen/Würfel während 90—100 min			
	Länge der Pflanzen	± 55 mm		30 mm (Kontrolle)
	Anzahl	21		21
	Krümmung	21.9° ± 1.1		23.6° ± 1.6
2.4.'32.	1 Spitze/Würfel während 125 min			
	Länge der Pflanzen	± 65—70 mm (2—5 mm durchgebr.)		30 mm (Kontrolle)
	Anzahl	10		10
	Krümmung	20.1		21.3° ± 0.9
18.4.'32.	1 Spitze/Würfel während 180 min			
	Länge der Pflanzen	± 70 mm (20 mm durchgebr.)	± 70 mm (5 mm durchgebr.)	30 mm
	Anzahl	5	5	5
	Krümmung	0°	31.8° ± 0.7	21.2° ± 0.9
20.4.'32.	1 Spitze/Würfel während 120 min			
	Länge der Pflanzen	± 70 mm (55 mm durchgebr.)	± 70 mm (25 mm durchgebr.)	30 mm
	Anzahl	5	3	5
	Krümmung	10.2 ± 2.5	15.5°	33.2° ± 1.5
23.4.'32.	1 Spitze/Würfel während 120 min			
	Länge der Pflanzen	± 65 mm (45 mm durchgebr.)		30 mm
	Anzahl	8		5
	Krümmung	0		18.7° ± 1.7
25.4.'32.	Länge der Pflanzen	± 1.5 mm (24 Std. gekeimt)	± 20 mm (48 Std. gekeimt)	30 mm
	Anzahl	12	12	12
	Krümmung	0°	2.2° ± 0.3	22.0° ± 1.3

Man sieht, dasz mit dem Wachstumsbeginn sogleich eine Auxinproduktion zu beobachten ist. Davor kann man aus Pflanzen, die beispielsweise 24 Std. lang gekeimt haben, noch kein Auxin gewinnen, selbst wenn bis zu 30 Spitzen während mehrerer Stunden zur Extraktion auf ein Agarblöckchen gesetzt worden sind.

Die einmal begonnene Auxinabgabe erreicht dann bald einen Wert, der während eines groszen Teiles des Wachstums praktisch konstant bleibt, wenn man nur Vorsorge trifft, dass das Auxin gleichmässig abgeführt werden kann, und überdauert sogar den Zeitpunkt, wo letzteres bereits aufgehört hat (s. S. 825). Bis etwa 12 Std. nach völligem Sistieren des Wachstums, nachdem das Primordialblatt schon vor 24 Std. durchgebrochen war, kann man immer noch aus den aufgerissenen Koleoptilspitzen Auxin auffangen.

Aus diesen Tatsachen ist zu schlieszen, dasz die Beendigung des *normalen* Wachstums nicht allein durch ein Zuwenig an Auxin verursacht wird. Vielmehr sind dabei auch andere, auf den Zustand der Zellwände einwirkende Faktoren von Bedeutung, wie nachher noch genauer erläutert wird.

Im übrigen lässt sich aus der lange währenden Konstanz der Auxinabgabe entnehmen, dasz immer gleich viele Zellen das Auxin erzeugen, und auszerdem in der Zeiteinheit auch stets dieselbe Auxinmenge abgeleitet wird (S. 825) sodass sich das Reaktionsgleichgewicht: Vorstadium $\rightleftarrows$ Auxin nicht verschiebt.

Die Produktion wird immer erst dann beendigt, wenn die Zellen zu vertrocknen beginnen — was man schon mit bloszem Auge an einer Bräunung erkennen kann, — und zwar variiert dieser Zeitpunkt individuell etwas. Nach Söding (1929, S. 202ff.) bilden alte, bereits durchgebrochene Koleoptilen keine Wuchshormone mehr, doch handelt es sich dabei nicht um etiolierte, sondern um

am Licht aufgewachsene Koleoptilen, welche einen ganz anderen Wachstumsverlauf aufweisen (l.c. S. 189). Ueberdies kann man einige seiner Daten auch in dem auf S. 854

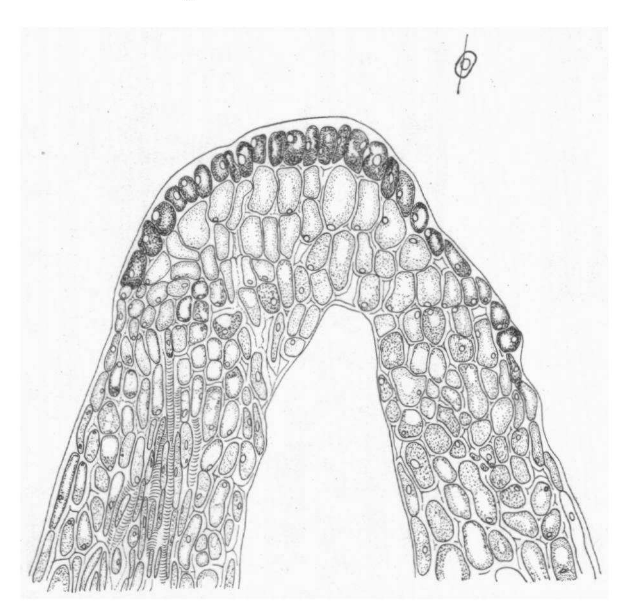


Abb. 8. Längsschnitt durch die Spitze der Avena-Koleoptile, seitlich median in spitzem Winkel zur groszen Querachse der Koleoptile geführt (vgl. das Diagramm). Links eines der beiden Gefäszbündel getroffen.

erwähnten Sinn deuten, denn z.B. sein Versuch 23 (l.c., S. 203) enthält Werte, denen zufolge eine Produktion noch nach erfolgtem Durchbruch des Primärblattes stattgefunden hat.

§ 2. *Wachstum und Auxintransport.*

Eine allgemeinere Bearbeitung dieser Fragen ist bereits von Van der Wey (1932) gegeben worden (vgl. auch Du Buy-Nuernbergk 1932, S. 496ff.), ich brauche mich

daher hier vornehmlich nur mit den Punkten zu beschäftigen, die speziell für die Erklärung des Phototropismus von Wichtigkeit sind, und auf die Van der Wey nicht oder nur vorübergehend eingegangen ist.

a. Maszeinheiten bei der Analyse des Auxintransportes.

Zunächst ist es erforderlich, sich mit einigen charakteristischen Begriffen zu befassen, die bei der Transportanalyse eine Rolle spielen.

Ganz allgemein ist „Auxintransport" ein Sammelbegriff, mit dem nur angedeutet werden soll, dasz Auxin in der Pflanze von einer Stelle nach der anderen gebracht wird.

Van der Wey (1932, S. 413, 425) hat bei dem Transportbegriff unterschieden:

1. die Transportgeschwindigkeit ($\frac{s}{t}$) = der vom Auxin in der Zeiteinheit zurückgelegte Weg s,
2. die Transportintensität (absolute und relative).

Die *relative Transportintensität* ist ein Ausdruck, mit dem lediglich angedeutet werden soll, dasz ein bestimmter Prozentsatz der Auxinkonzentration, von der man bei einem Transportversuch ausgegangen ist (l.c. S. 425) pro Zeiteinheit den Transportweg durchwandert hat und an dessen Endpunkt ankommt.

Die *absolute Transportintensität* definiert Van der Wey als diejenige Auxinmenge, welche *jeden* Querschnitt der Koleoptile in der Zeiteinheit passiert. (Man würde die so definierte Transportintensität wohl besser als mittlere Transportintensität bezeichnen).

Du Buy-Nuernbergk (1932, S. 497) haben weiter schon darauf hingewiesen, dasz diese Definition nicht den *Auxinverbrauch* in der Koleoptile berücksichtigt. Infolgedessen haben mehrere, in verschiedenem apikalen Abstand liegende Querschnitte auch verschiedene Transportintensitäten. Sie bezeichnen daher mit absoluter Transportinten-

sität die einen *bestimmten* Querschnitt der Koleoptile *pro Zeiteinheit* passierende Auxinmenge.

Für die Analyse des Phototropismus ist es nun auszerdem noch wichtig, ob die Transportintensität über den ganzen Querschnitt der Koleoptile hin konstant oder auf der einen Seite gröszer und auf der anderen kleiner ist. Demgegenüber ist die totale Menge Auxin, die durch den betreffenden Querschnitt geht, nicht einmal so belangreich. Man muss daher die Transportintensität nicht nur auf einen bestimmten Querschnitt, sondern auch auf die bestimmte *Einheit* dieses Querschnittes beziehen. Dieses ist dann die *spezifische Transportintensität.*

In Bezug auf den Phototropismus kann man weiter unterscheiden:

1. den Transportweg. Den Transportweg bilden die Teile der Pflanzenzelle, an oder in denen entlang sich das Auxin bewegt.
2. die Transportrichtung. Die Transportrichtung kann entweder parallel zur Längsachse der Koleoptile als *Längstransport* oder senkrecht dazu als *Quertransport* verlaufen [1]).

Je nachdem ob der Transport in der massiven Spitze oder der hohlen Koleoptile stattfindet, sind die Widerstände für den Quertransport gröszer oder kleiner. Die strukturellen Bedingungen für den Längstransport sind dagegen in beiden Abschnitten der Koleoptile weit weniger verschieden.

b. Bemerkungen über die Messung des Auxintransportes.

Als Grundlage zur Messung des Auxintransportes dient

[1]) Du Buy-Nuernbergk (1930, S. 549) gebrauchen für das Wort „Längstransport die Bezeichnung „vertikaler Transport", für das Wort „Quertransport" den Ausdruck „horizontaler Transport". Dies kann aber bei Versuchen, wobei Pflanzen horizontal gestellt werden, zu Verwirrung Anlass geben.

die von Van der Wey (1932, S. 424ff.) angegebene Versuchsweise. Dabei ist es vorteilhaft, gleichzeitig das obere Agarplättchen zu analysieren, um sich ein Bild davon zu machen, wie viel Auxin aus dem Agarplättchen wirklich in die Zylinder gedrungen ist. Es ist damit möglich, festzustellen, wie grosz der Auxinverbrauch, der ja immer in den Zylindern stattfindet, während des Versuches gewesen ist.

Vergleicht man nun auf diese Weise den Transport durch Zylinder von verschiedener Länge während einer bestimmten Zeit, so lässt sich auch die mittlere Transportgeschwindigkeit ermitteln, wie schon Van der Wey (l.c., S. 435, 471) praktisch dargelegt hat. Man stellt für verschieden lange Zylinder fest, wie viel Zeit jedesmal verläuft, bis dieselbe Auxinmenge im basalen Würfelchen anzutreffen ist. Der Abstand (x), dividiert durch die Zeitdifferenz ergibt dann die Transportgeschwindigkeit (vgl. auch Du Buy-Nuernbergk 1932, S. 497ff., 506).

Vergleicht man diese Messmethode etwa mit der Bestimmung von elektrischer Energie, die durch eine Leitung transportiert wird, so würde sie der ausschlieszlichen Ermittlung der Wattzahl des elektrischen Stromes entsprechen. Damit ist aber noch nicht gesagt, wie grosz die Ampere-Zahl und die Volt-Zahl dieses Stromes ist. Bei der Messung des Auxintransportes auf diese Weise treten z.B. die Nachteile der Methode sofort dann sehr hervor, sobald man es mit einem variablen Auxinverbrauch in der Pflanze zu tun hat.

Dasz ferner die Versuche Van der Wey's über die Beeinflussung der Transportgeschwindigkeit auch zu anderen Ergebnissen führen können, demgemäss, als sie Van der Wey angenommen hat, haben Du Buy-Nuernbergk (1932, S. 506) wahrscheinlich gemacht. Ob aber auch in den einzelnen Zonen der Koleoptile eine verschiedene Transportgeschwindigkeit vorhanden ist, ist

wohl anzunehmen, aber noch nicht direkt bewiesen, wie dieses wohl der Fall ist für die Transport-Intensität. Man kann auf jene Annahme bislang nur indirekt aus dem Umstande schliessen, dasz auf kinematographischen Registrierphotos die phototropischen und andere Krümmungen im oberen Teil der Koleoptile schneller fortschreiten als im unteren.

Indessen liesse sich diese Erscheinung auch ebensogut dadurch erklären, dasz man annimmt, im unteren Teil der Pflanze sei die verfügbare Wuchsstoffmenge durch den vorher schon stattgefundenen, oben erwähnten Verbrauch so sehr verringert, dasz die Auxinwirkung erst relativ später auftritt.

Diese Ueberlegungen mögen genügen, um zu zeigen, wie verwickelt und undurchsichtig z.Z. noch das ganze Auxin-Transportproblem ist.

c. Wachstum und gehemmter Auxintransport.

Bei seinen Versuchen über die „Reizleitung" beobachtete schon Fitting (1907, S. 223), dasz der „ph. Reiz" über lokal erhitzte kurze Zonen der Koleoptile nicht mehr fortgeleitet wird. Später hat dann Frl. Zollikofer (1926) ähnliche Versuche bei Paniceen angestellt. Bei diesen wächst bekanntlich im Normalfall in den späteren Entwicklungsstadien nur noch das Mesokotyl. Sie beobachtete nun, dasz bei lokaler Erhitzung des oberen Endes des Mesokotyls die eigentliche Koleoptile auswuchs und sogar geotropische Krümmungen machen konnte. Das Ergebnis dieser Versuche konnte vielleicht die Folge eines gehemmten Auxintransportes sein.

Um das festzustellen, machte ich folgenden Versuch: Avena-Koleoptilzylinder von etwa 7 mm Länge wurden oben mit auxinhaltigen Agarwürfelchen versehen und mit der Basis auf auxinfreie Würfelchen gesetzt. Darauf erhitzte ich die Zylinder in der Mitte auf eine Länge

von 2 mm mit der auf S. 810 beschriebenen elektrischen Wärmevorrichtung auf eine Temperatur von ca. 55° C während 10 Sekunden. Die so behandelten Zylinder liessen *kein* Auxin vom oberen Plättchen nach dem unteren zu strömen, während das bei Kontrollen ohne Erhitzung wohl der Fall war.

Man sieht also, dasz schon durch das Erhitzen einer kurzen Koleoptilzone das Auxin aufgehalten wird. Bei den Versuchen Zollikofers muss dasselbe stattgefunden haben, und das sich über der erhitzten Stelle ansammelnde Auxin muss dort die Ursache für das Auswachsen der Koleoptile gewesen sein. War hier die künstliche Behinderung des Auxintransportes die Ursache für eine Wachstumsänderung, so darf man wohl erwarten, dasz auch im Normalfall eine Verringerung der Transportintensität des Auxins das Wachstum maszgebend beeinflusst.

So wird sich je nach der Transportgeschwindigkeit des Auxins und dem Vermögen der Zellen, den verfügbaren Wuchsstoff verbrauchen zu können, das Wachstum auf eine kleinere oder grössere Entfernung von der Spitze hin ausstrecken. In einem bestimmten Moment wird sich also eine Zelle mit Hilfe einer gegebenen Menge Auxin und bei Anwesenheit gewisser, später noch zu besprechender innerer Bedingungen um einen bestimmten Betrag verlängern können. Nur das Surplus an zugeführtem Wuchsstoff wird ungebraucht von der Zelle durchgelassen werden (basipetale Krümmungsverschiebung; vgl. dazu die Vorstellungen Dolks über den später erfolgenden Rückgang der Krümmung: 1930, S. 92).

Wird nun die in der Zeiteinheit transportierte Auxinmenge irgendwie, z.B. durch die Erhitzung verringert, so bleibt der Wuchsstoff noch so lange in der Zelle anwesend, bis sich die inneren Bedingungen, die den Streckungsprozess vorher noch limitiert haben, soweit geändert haben, dasz dieselbe Zelle erneut Wuchsstoff verbrauchen kann.

Infolgedessen sah dann auch Zollikofer in ihrem Versuch, dasz die Koleoptile weiter wuchs, während das Mesokotyl kein Auxin mehr bekam und daher sein Wachstum einstellte.

d. Auxintransport in Abhängigkeit von dem Alter der Pflanzen.

Unter den weiteren Faktoren, die den Auxintransport beeinflussen, spielt das Alter der Zellen eine sehr wichtige Rolle. Je älter diese sind, umso weniger transportieren sie Auxin. Ich machte dazu folgende Versuche:

60 mm langen Koleoptilen wurden in verschiedenem apikalen Abstand Zylinderchen von je 7 mm Länge entnommen. Diese Zylinder wurden dann senkrecht mit der Basis auf ein Agarplättchen gesetzt, welches *keinen* Wuchsstoff enthielt. Oben wurde auf die ganze Schnittfläche ein Agarplättchen mit einer vorher bestimmten Auxinkonzentration gebracht. Nach einiger Zeit wurde die Auxinkonzentration, die sich inzwischen im unteren Agarplättchen angesammelt hatte, bestimmt.

Anfangs war bei den einzelnen Zylindern nicht darauf geachtet worden, ob diese von der Spitze oder der Basis herrührten. Die Resultate waren dann natürlich schwankend. Später wurden die Spitzen- und Basiszylinder gesondert behandelt, und nunmehr ergab sich, dasz die unteren Agar-Würfelchen der *Basis*zylinder *sehr wenig* Auxin empfangen hatten. Die Plättchen der Zylinder aus dem mittleren Koleoptilteil hatten ungefähr ebensoviel wie die unteren Würfelchen der Spitzenzylinder bekommen; das was aber immer beträchtlich mehr als bei der Serie mit den Basiszylindern (Tab. 3).

TABELLE 3.

Auxintransport in „jungen" und „alten" Koleoptilen.

Versuch vom 20.4.'32.

Auxin während 90 min aufgesetzt. Konzentration = 100°. Zylinder-

länge = 7 mm. Die Zahlen zwischen Klammern entsprechen der Anzahl gekrümmter Reaktionspflanzen.

Alte Pflanzen.

Untere Würfelchen 18 (4) Reaktionspfl. 1.7° ± 1.3 Krümmung
Obere „ 18 (7) „ 7.9° ± 1.2 „

Junge Pflanzen.

Untere Würfelchen der:
Zylinder aus der Spitze 9 (5) Reaktionspfl. 10.4° ± 0.9 Krümmung
„ „ „ Mitte 8 (7) „ 4.6° ± 0.9 „
Obere Würfelchen der:
Zylinder aus der Spitze 9 (0) Reaktionspfl. 0.0° Krümmung
„ „ „ Mitte 9 (0) „ 0.0° „

Versuch vom 28.4.'32.

Versuchsbedingungen wie beim vorhergehenden Versuch. Zylinderlänge = 7 mm.

Alte Pflanzen (60—70 mm Länge)

Untere Würfelchen der:
Zylinder aus der Spitze 5 (5) Reaktionspfl. 14.4° ± 2.0 Krümmung
„ „ „ Mitte 5 (5) „ 11.4° ± 2.3 „
„ „ „ Basis 5 (4) „ 4.5° ± 0.9 „

Junge Pflanzen (30—35 mm Länge).

Untere Würfelchen der:
Zylinder aus der Spitze 7 (7) Reaktionspfl. 43.1° ± 4.5 „
„ „ „ Mitte 7 (7) „ 33.7° ± 3.1 „
„ „ „ Basis 6 (4) „ 25.0° ± 2.1 „

Versuch vom 13.5.'32.

Versuchbedingungen wie beim vorhergehenden Versuch. Zylinderlänge = 7 mm.

Alte Pflanzen.

Untere Würfelchen der:
Zylinder aus der Spitze 9 (6) Reaktionspfl. 26.0° ± 4.7 Krümmung
„ „ „ Mitte 9 (6) „ 15.0° ± 0.8 „
„ „ „ Basis 7 (0) „ 0.0° „

Obere Würfelchen der:				
Zylinder aus der Spitze	7 (0)	Reaktionspfl.	0.0°	Krümmung
„ „ „ Mitte	7 (1)	„	4°	„
„ „ „ Basis	8 (2)	„	21°;18°	„

Junge Pflanzen.

Untere Würfelchen	20 (17)	Reaktionspfl.	22.1° ± 1.9	Krümmung
Obere „	20 (20)	„	0.8° ± 0.5	„

Wie ich nun auf S. 842 noch darlegen will, musz man die Zellen der Spitzenregion von nicht zu alten Pflanzen (wie oben, 60 mm lang) physiologisch als jung bezeichnen. Aus meinen Versuchen kann man daher den Schluss ziehen, dasz alte Zellen tatsächlich weniger Wuchsstoff transportieren.

In dieser Hinsicht erhielt Van der Wey (1932, S. 426ff.) ähnliche Resultate. Dasz er anfänglich zu anderen Ergebnissen kam, ist wohl darauf zurückzuführen, dasz er bei den letzten dort beschriebenen Versuchen ältere Pflanzen als bei den ersten benutzt hat.

§ 3. *Wachstum und Auxinverbrauch.*

a. Allgemeines.

Nachdem Horreus de Haas (1929) in einer kurzen Mitteilung das Prinzip, die Dehnbarkeitsänderung durch Biegungsversuche zu messen, angegeben hat, haben Heyn (1931) und später Heyn-Van Overbeek (1931) und in derselben Zeit auch Söding (1931, 1932) die Wirkung des Auxins eingehender untersucht. Aus den Experimenten über den Auxintransport (s.z.B.S. 875) ist u.a. zu schliessen, dasz es bei den Untersuchungen nach der Reaktion zweierlei Arten von Verbrauch gibt,

1. einem Verbrauch, der eine wahrnehmbare Wirkung auf die Dehnbarkeit der Zellwand ausübt,

2. einem Verbrauch, bei dem keinerlei Wirkung auf die

Dehnbarkeit der Zellwand zu beobachten ist (s. S. 835 und S. 845).

Der erste Verbrauchsmodus betrifft die Frage, auf welche Weise das Auxin die Zellwand dehnbarer macht.

Von dem zweiten Verbrauchsmodus ist nur zu sagen, dasz hierbei irgendeine, entweder auf chemischem oder physikalischem Wege erfolgende Inaktivierung des Auxins auftritt. Dieser Verbrauchsmodus spielt keineswegs eine unwichtige Rolle, besonders bei Transportversuchen macht er sich unliebsam bemerkbar. Stellt man z.B. den Auxintransport durch 7 mm lange Zylinder fest, die aus der *Basis* von etwa 60 mm langen Koleoptilen geschnitten sind, von denen man weisz, dasz sie nicht mehr wachsen, so muss die Agarkonzentration im oberen Würfelchen wenigstens 50° sein, damit überhaupt im unteren Würfelchen Auxin nachgewiesen werden kann (s. Tab. 3. S. 834).

Da in diesem Versuch bei Konzentrationen unter 50° auch im apikalen Plättchen fast kein Auxin mehr anwesend war, so ist nur der obige Schluss möglich, dasz das Auxin in den Zylindern verschwunden oder inaktiviert worden ist.

Ueber den Verbrauch in Koleoptilzylindern finden wir auch bei Van der Wey (1932, S. 438ff.) bemerkenswerte Angaben. Er fand, dasz selbst Zylinder von nur 2 mm Länge nach einer Std. schon mehr als 60 % der im apikalen Agarplättchen ursprünglich anwesenden Menge von 6,4° Konzentration aufgenommen hatten, ohne dasz das an der basalen Schnittfläche der Zylinder angebrachte Agarplättchen irgend eine Vermehrung der dort ursprünglich ebenfalls vorhandenen Konzentration von 6,4° aufwies. Er hatte diesen Versuch mit Zylindern ausgeführt, die infolge mehrfacher Dekapitation sehr wuchsstoffarm waren und daher eine grosze Aufnahmekapazität für Auxin besaszen. Allerdings hat Van der Wey bei diesen Versuchen nicht festgestellt, ob nicht

das Auxin vielleicht für eine Verlängerung der Zylinder benutzt worden war.

Aus derartigen Versuchen geht deutlich hervor, dasz man bei Transportversuchen, wie ich auch schon auf S. 831 betont habe, aber auch bei Versuchen über Auxineinwirkung usw. immer die Abnahme der *Ausgangs*konzentration mitbestimmen muss. Es ist andernfalls nicht möglich, den tatsächlichen Verbrauch in den Zylindern genau festzustellen.

b. Auxinverbrauch in Abhängigkeit vom Baumaterial für die Zellwände.

Wie schon aus den Literaturangaben auf S. 836 ersichtlich ist, besteht die Auxinwirkung in einer Erhöhung der Zellwand-Dehnbarkeit. Wird nun infolge dieser Erhöhung der Dehnbarkeit die Zellwand gestreckt, so muss, bevor sich die Zelle von neuem vergröszern kann, zuvor erst eine Ergänzung von Zellwandbaumaterial stattfinden. In diesem Fall wird sich nun der Einfluss der Menge des zur Verfügung stehenden Baumaterials geltend machen.

Dieser Einfluss ist immer *sekundär*, d.h. er tritt *zeitlich* nicht primär auf. Wie er sich äussert, ersieht man aus folgenden Versuchen:

Entferne ich von einer Pflanze einige Zeit nach der Keimung das Korn, so wächst die Koleoptile wohl noch, jedoch allmählich schwächer. Nach einiger Zeit hört ihr Wachstum vollständig auf. Im übrigen macht sich aber der Einfluss des aus dem Endosperm kommenden Nährstoffstromes nur so langsam geltend, dasz bei einseitiger Unterbrechung desselben durch Einschnitte niemals eine Krümmung der Koleoptile oberhalb des Einschnittes auftritt. Das würde aber wohl der Fall sein, wenn sich eben nicht der Nährstoffstrom diffus verteilen würde.

Vermehrt man nun das der Koleoptile zugeführte Baumaterial, so beobachtet man, dasz sich die Koleoptile im

Laufe einiger Tage verdickt. Ich dekapitierte, um dieses zeigen zu können, eine ganze Pflanzenserie, entfernte aber nur bei der Versuchskoleoptile das Primärblatt. Anscheinend kommen dann die für dieses bestimmten Nährstoffe der Koleoptile zugute, bis nach etwa 8 Tagen ein neues Blatt hervorsprieszt. Diese Erscheinung beobachtete auch Bergann (1930, S. 730). (Ueber die Dehnbarkeit derartiger Koleoptilen: s. S. 849).

Dasz das Auxin selbst *nicht* als Baumaterial für das Streckungswachstum in Betracht kommt, ergibt sich 1. aus den gewichtsmäszig auszerordentlich kleinen Mengen, in denen es in der Koleoptile vorkommt (Hormonnatur!), 2. aus den Versuchen von Heyn und Van Overbeek (1931). Nach den bisherigen Erfahrungen finden nämlich Intussuszeption und Apposition von Baumaterial bei niedrigen Temperaturen nur sehr langsam oder überhaupt nicht statt. Die Wirkung des Auxins auf die Dehnbarkeit der Zellwand macht sich dagegen auch bei 4° C sofort geltend (Heyn-Van Overbeek, l.c.).

Ferner konnte ich experimentell nachweisen, dasz eine von einer gröszeren Auxinmenge verursachte Krümmung weiter nach der Basis zu fortgeleitet wird als eine Krümmung, welche mit weniger Auxin erzielt wird.

Man möchte das so erklären, dasz die durch die Einwirkung des Auxins ermöglichte Streckung der Zellwände so lange stattfindet, wie das für die Volumenvergröszerung erforderliche Wasser, die osmotisch wirksamen Stoffe und das gerade vorhandene Baumaterial dieses gestatten [1]). Dabei verringert sich dann natürlich in den länger wer-

[1]) Diese Faktoren hat F. W. Went (1928, S. 70) zu dem Faktorenkomplex Z.S.M. zusammengefasst. Nach ihm ist das „Zellstrcckungsmaterial" der „limiting factor" in der Spitze; auch hat er hier für die Wirkungweise dieses Faktorenkomplexes schon ähnliche Vorstellungen entwickelt, wie ich sie oben in Bezug auf die Basiszellen gegeben habe.

denden Zellwänden die Menge des Baumaterials pro Flächeneinheit.

So kann dann plötzlich in der Zellwand ein Mangel an den eben genannten, für das Wachstum erforderlichen Stoffen eintreten, und die Folge davon wird sein, dasz die Zelle vorläufig einen vielleicht noch vorhandenen Ueberschuss an Auxin nicht verwerten kann. Nur dieses Surplus wird weiter basalwärts transportiert werden.

Erst wenn wieder genügend Wasser, osmotisch wirksame Stoffe und Baumaterial zur Verfügung stehen, kann der Streckungsprozess erneut aufgenommen werden und neu zugeführtes Auxin wieder verbraucht werden. In der Natur vollziehen sich natürlich alle diese Vorgänge gleitend. (Vgl. Du Buy-Nuernbergk (1932, S. 515)). Es ergibt sich weiterhin, dasz die eben genannten Faktoren sowohl in den mehr apikalen als auch den basalen Zellen der Koleoptile als das Streckungswachstum limitierende Faktoren auftreten können [1]).

Deutlich ersieht man das auch aus Abb. 9. Dort sind die Zonen *a* und *b* am 2ten Tag jede 1,5—1,6 mm lang. Am 9ten Tag beträgt ihre Länge (die Unterteilung der Zone *b* bleibe unberücksichtigt) etwa je 27 mm. Es haben sich also die anfangs praktisch gleich langen Zellen auch in demselben Masz gestreckt, als sie ihr Wachstum beendigten.

Die Möglichkeit, dasz im basalen Teil der Koleoptile auch das *Auxin* als limitierender Faktor auftreten kann, hat schon F. W. Went (1928, S. 68) hervorgehoben. Auf die hier bestehenden Zusammenhänge komme ich gleich auf S. 848 zurück.

Eine genauere Zergliederung des Faktors „Baumaterial"

[1]) Auch das Auftreten des Grenzwinkels hängt hiermit zusammen. Solange nämlich die zum Entstehen einer Krümmung erforderliche minimale Auxindifferenz zunimmt, nimmt auch die zum Erreichen des Grenzwinkels notwendige, einseitig gegebene Auxinkonzentration zu.

ist sehr schwierig, weil wir noch keine schnell auftretenden Reaktionen kennen, die den jeweiligen, hinsichtlich des Baumaterials bestehenden Zustand sofort anzeigen. Ich

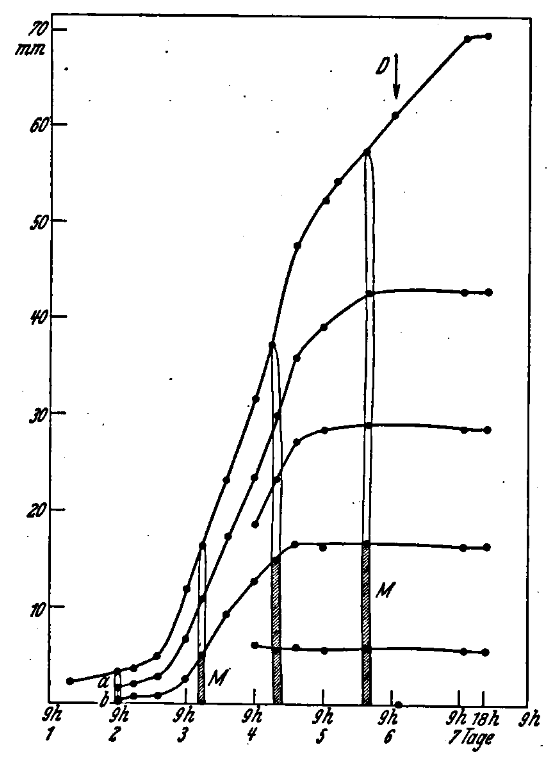


Abb. 9. Gesamt- und zonales Wachstum der Avena-Koleoptile M = Mesokotyl (schraffiert); D = Zeitpunkt des Durchbruchs des Primärblattes. Am 4. Tag (9*h*) sind weitere Marken aufgesetzt worden, um von den betreffenden Zonen im einzelnen die Wachstumsverteilung bestimmen zu können.

wende mich daher nunmehr einem neuen, für das Koleoptilwachstum bedeutsamen Faktorenkomplex zu, dem „Aelterwerden" der Koleoptilzellen.

c. Das „Aelterwerden" der Koleoptilzellen.

Das „Aelterwerden", das ich im folgenden besprechen will, bezieht sich hauptsächlich auf die Aenderung der Beziehung zwischen Auxinwirkung und physiko-chemischem Zustand der Zellwände, d.h. auf das Reaktionsvermögen der Zellen auf Auxin. Dieses nimmt beim Aelterwerden der Zellen immer mehr ab.

Abb. 10 zeigt z.B., wie sich Pflanzen verschiedenen Alters, die stets im gleichen apikalen Abstand dekapitiert und mit derselben Auxinmenge versehen worden waren, verschieden stark krümmen.

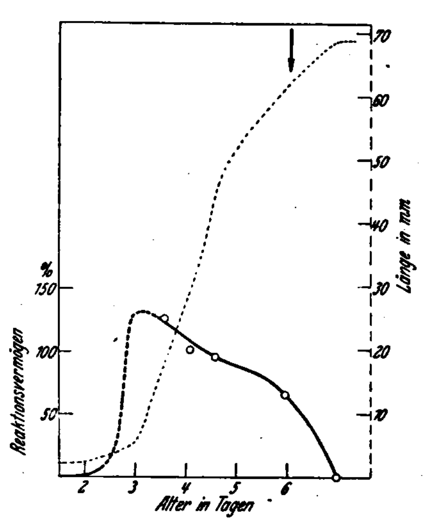


Abb. 10. Das Reaktionsvermögen von verschieden alten, jedoch in gleichem apikalen Abstand dekapitierten Koleoptilen auf gleich grosze Auxinmengen, ausgedrückt in Krümmungsgraden und bezogen auf 4 Tage alte Pflanzen als Einheit (100 %). Der dick gestrichelte Kurventeil bezieht sich auf gelegentliche Beobachtungen. Die dünn gestrichelte Kurve und die rechte Ordinate geben die Länge der Pflanzen an. Der Pfeil bezeichnet den Durchbruch des Primärblattes.

Bei älteren, „erwachsenen" Koleoptilen ist nun nicht nur das allgemeine Reaktionsvermögen auf Auxin geringer, vielmehr zeigen auch die *einzelnen Zonen* derselben in basaler Richtung eine Abnahme der Fähigkeit, auf Auxin zu reagieren. Folgender Versuch (Abb. 11, 12) möge das illustrieren:

Ich setzte stets dieselbe Menge Wuchsstoff einseitig auf Pflanzen gleichen Alters, die jedoch in *verschiedenem* apika-

len Abstand dekapitiert worden waren. Alsdann reagieren die Stümpfe nicht mehr, sobald mehr als circa 30 mm von der Spitze abgeschnitten ist (Abb. 12 : 3, 4, 4 [1]). Trotzdem ergab aber die Analyse, dasz das Auxin aus den aufgesetzten Agarblöckchen verschwunden war, obwohl dies nicht so schnell wie bei den etwa 30 mm langen Kontrollpflanzen ging (Abb. 12; vgl. auch S. 835).

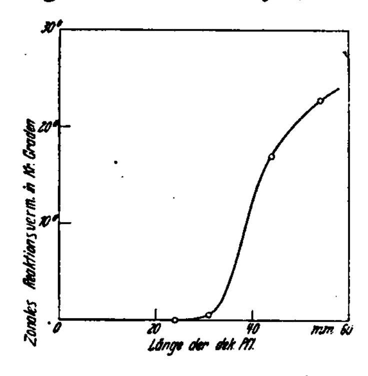


Abb. 11. Das zonale Reaktionsvermögen von 60 mm langen, in verschiedenem apikalen Abstand dekapitierten Koleoptilen nach Aufsetzen gleicher Auxinmengen.

Ferner kann man aus Abb. 12*c*, welche etwa 24*h* später als Abb. 12*b* aufgenommen worden war, ersehen, dasz die kürzesten Stümpfe der 60 mm langen Pflanzen weder gekrümmt noch gewachsen waren (3, 4, 4[1]). Dagegen hatte sich der Stumpf der anfänglich gleich langen „jüngeren" Kontrollen nicht nur stark gekrümmt, bzw. dann wieder gerade gestreckt, sondern war obendrein noch bedeutend gewachsen. (Abb. 12 : I).

In Zusammenhang mit den auf den vorigen Seiten (840 und 842) erwähnten Versuchen ist es wohl begreiflich, wenn die apikalen Teile alter Pflanzen (s. Abb. 12, mittlere 3 Stümpfe) am längsten reaktionsfähig bleiben. Wir hatten ja schon bei Betrachtung der Wachstumsverteilung gesehen (s. S. 840 und Abb. 9), dasz das oberste, noch auf Auxin reagierende Drittel der alten Koleoptile aus der einen apikalen Hälfte der ganz jungen Pflanze entstanden ist. Das mittlere Drittel rührt von der anderen Hälfte her. Das untere Drittel (schraffiert: Mesokotyl) stammt von der, bei eben gekeimten Pflanzen als basales, etwas verdicktes Zellknötchen gerade sichtbaren Mesokotylanlage her.

Nun durchläuft aber das Auxin die mehr apikalen Zellen am schnellsten (s. S. 835). Weil ferner der Transport am frühesten in den unteren Zonen stark verringert ist, bekommen diese das Auxin in gröszerem Masz. Immer erst, wenn das Auxin nicht mehr richtig weiterwandern kann und sich hier anhäuft, können in den apikalen Zellen die anderen, für das Wachstum erforderlichen Faktoren (vgl. S. 839) ihre volle Wirkung ausüben.

In Abb. 12 sehen wir, wann und wo eine Krümmung *fixiert* wird. Die Fixierung muss immer dort erfolgen, wo gerade vor dem Augenblick, in dem die Zellwände nicht mehr auf Auxin reagieren werden, die eine Seite der Pflanze mehr Wuchsstoff bekommt als die andere. Dann wird diese Seite eben noch so viel dehnbarer, dasz eine Verlängerung auftritt. Abb 12c zeigt, dasz die Koleoptile in der Mitte (1) das Auxin schon verbraucht hatte, bevor diese, gerade noch streckungsfähige Zone erreicht worden war: sie ist nach 24 Std. wieder gerade. Die links und rechts davon stehenden beiden Pflanzen (2 und 2^1), die etwas mehr basal dekapitiert worden waren, weisen dagegen fixierte Krümmungen auf (vgl. damit auch die Kontrollpflanze (I)).

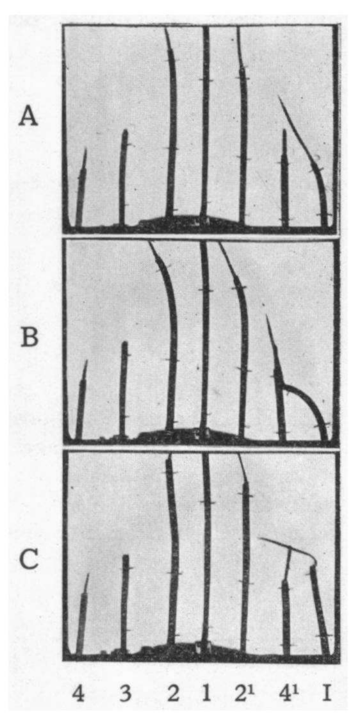


Abb. 12. Reaktionsvermögen von 60 mm langen, in verschiedenem apikalen Abstand dekapitierten Koleoptilen nach Aufsetzen gleicher Wuchsstoffmengen. Bildliche Wiedergabe zu der Kurve in Abb 11 I Kontrolle, 1-4 Versuchspflanzen.

Das oben Gesagte macht es verständlich, dasz die apikalen Zellen am spätesten ihre Endgrösze erreichen und daher am längsten krümmungsfähig bleiben [1]. Am geringsten ist dabei die Streckungsfähigkeit bei den äuszersten Spitzenzellen ausgeprägt (Du Buy 1931, S. 285). Das kommt wohl daher, dasz hier die bei Erhöhung der Wanddehnbarkeit die Zellen streckende Kraft (s. Abb. 8, S. 828) nicht, wie sonst, vorwiegend von der Vakuole geliefert werden kann, weil die Vakuolen ja noch klein sind.

Künstliche Beschleunigung des Alterns der Zellen.

Uebrigens lässt sich das „Erwachsen- oder Aelterwerden" durch Dekapitation *beschleunigen*. Z.B. krümmen sich 24 Std. zuvor dekapitierte, nur etwa 30 mm lange, also „junge" Koleoptilen, die infolge Regeneration der Auxinabgabe inzwischen nur $\pm$ 5 mm gewachsen sind (vgl. S. 850), nach erneuter Dekapitation und sofort darauf folgendem einseitigen Aufsetzen von Auxin überhaupt nicht mehr, obwohl das Auxin auch nicht im Würfelchen zurückbleibt. Diese Koleoptilen verhalten sich also genau so wie die kurzen Stümpfe der frisch dekapitierten, 60 mm langen, „natürlich gealterten" Pflanzen (vgl. S. 843).

Um das bei diesen Versuchen erhaltene Resultat zu verstehen, muss ich kurz die Auffassungen über die Wirkung des Auxins auf die Beschaffenheit der Zellwand erwähnen.

Nach Heyn, Van Overbeek und Söding (s. S. 836) besteht die wichtigste Wirkung des Auxins in einer Veränderung der Eigenschaften der Zellwand, in dem

---

[1]) Darum ist auch die Bestimmung der phototropischen oder geotropischen Empfindlichkeit von verschiedenen Zonen einer Pflanze (vgl. z.B. Dolk 1930, S. 50ff.) nicht ganz einwandfrei, wenn man sie an Hand der Krümmungsgrösse vornimmt, weil dabei auch das Reaktionsvermögen mitbestimmt wird. Nur bei Mitberücksichtigung dieses Faktors kann man einwandfreie Werte erzielen.

Sinne, dasz diese dehnbarer wird. Wie dieser Prozess im einzelnen verläuft, ist z.Z. noch kaum bekannt (vgl. Du Buy-Nuernbergk 1932, S. 508ff.). Prinzipiell kann man wohl 2 Vorstellungen unterscheiden.

Nach der 1. Vorstellung wirkt das Auxin nicht direkt auf die Zellwand, sondern nur auf das die Zellwand bedeckende Wandplasma, indem es z.B. dessen Permeabilität erhöht. Dadurch wird dann aber für Enzyme, Wasser, Baustoffe oder andere Körper, die eine Dehnbarkeitserhöhung der Zellwand zuwege bringen können, der Weg frei, sodasz diese an der Wand ihre Wirkung ausüben und sie dehnbarer machen.

2. Im Gegensatz zu der Vorstellung von der indirekten Wirkung des Auxins steht die Annahme, dasz das Auxin direkt die Zellwände beeinflusst.

Man stellt sich vor, dasz diese nach der Micellartheorie aufgebaut sind aus elastischen Micellen, die in eine zähe Flüssigkeit eingebettet sind. Das Auxin würde dann im einzelnen auf diese Intermicellarsubstanz einwirken, derart dasz diese weniger viskös wird (Van der Wey 1932, S. 486ff.). Dadurch können sich aber die Micellen besser aneinander verschieben, z.B. von der parallelen Nebeneinanderlagerung in reihenförmige Serienlagerung (vgl. Du Buy-Nuernbergk, l.c.), und dieser Prozess ist als die eigentliche Dehnbarkeitserhöhung anzusprechen.

Einige Forscher, z.B. Bakhuyzen (1930, S. 274) und F. W. Went (1932, S. 544ff.) meinen, dasz hierbei weniger chemische, als vielmehr physikalische Umsetzungen stattfinden, indem z.B. das Auxin, eine Säure mit einem negativ geladenen Radikal, die negativen elektrischen Ladungen von Zellwand und anhaftendem Protoplasma verstärkt. Dadurch wird aber die Fähigkeit von diesen, ihre Imbibition durch Aufnahme von Wasser und Salzen zu vergrössern, gleichfalls erhöht.

Diese Annahme ist sehr dafür geeignet, die Beobach-

tungen der eingangs erwähnten Autoren über den verschiedenen Einfluss des Auxins auf Plastizität und Elastizität der Zellwände befriedigend zusammenzufügen und von einheitlichem Gesichtspunkt aus zu erklären.

Es sei noch ausdrücklich betont, dasz auch die Theorie von der indirekten Wirkung des Auxins (über das Protoplasma) nicht mit diesen Beobachtungen in völligem Widerspruch steht, nur muss man dann annehmen, dasz nicht das Auxin selber, sondern ein anderer Körper die eigentliche Einwirkung auf die Intermicellarsubstanz ausübt.

Ueber die Frage, ob das direkt oder indirekt wirkende Auxin primär, d.h. sofort seine Wirksamkeit in einer Dehnbarkeitsänderung äussert, gibt folgender Versuch Auskunft:

Man belichtet Pflanzen einseitig mit etwa 10 Erg/cm^2 sec, $\lambda = 4360$ Å sodass eine 1. + phototropische Krümmung auftritt (sehe S. 883). Gebraucht wird Spitzenbeleuchtung. Nach 45 min schneidet man 3 mm unterhalb des gekrümmten Teils diesen ab. Der gerade Stumpf fängt dann nach etwa 20 min an sich zu krümmen.

Dieses Ergebnis wie auch entsprechende Versuche von Rothert (1894, S. 196) können nur so erklärt werden, dass eine ungleiche Wuchsstoffmenge schon vor dem Abschneiden im Stumpf anwesend war. Dieselben Resultate findet man auch, wenn man Pflanzen, einseitig mit Wuchsstoff versehen, in analoger Weise behandelt.

In den Rahmen der oben stehenden Annahmen über die Auxinwirksamkeit und Zellwandstruktur passen nun sehr gut die Versuche über das Aelterwerden hinein. Man kann sich dann vorstellen, dasz während der zeitweiligen, nach der ersten Dekapitation erfolgenden Sistierung des Wachstum die inzwischen herangeführten Baustoffe, welche wegen des Auxinmangels nicht wie beim normalen ununterbrochenen Wachstum zur Streckung gebraucht werden, mehr zur Verdickung und Versteifung benutzt werden.

Die Zellwandkolloide werden daher wasserärmer (Bakhuyzen, 1931, S. 273, 275). Infolgedessen kann das später erneut herangeführte Auxin nicht mehr richtig auf die Wände einwirken. Uebereinstimmend damit werden so behandelte Koleoptilen dann auch merklich steifer.

Zusammenfassung über das „Aelterwerden".

Da bei den alten Zellen der Auxintransport sehr verzögert ist, so wird, wie ich schon auf S. 834 erwähnt habe, die durch die apikalen Zellen noch nicht verbrauchte Auxinmenge weniger schnell basalwärts wandern und länger in den Spitzenzellen bleiben. Daher ist in den apikalen Zellen das Auxin dann stets im Uebermasz vorhanden, und deren Wachstum wird nur noch durch das ausreichende Vorhandensein der übrigen, für das Wachstum notwendigen Faktoren, wie Baumaterial, Wasser und osmotisch wirksame Substanzen bestimmt.

Nun ergab sich aber aus S. 825, dasz bei stärkerer Auxinkonzentration in der Nähe des Produktionszentrums das Gleichgewicht: Vorstadium $\rightleftarrows$ Auxin mehr im Sinne der ersten Komponente verschoben wird, d.h. die Auxinabgabe nimmt etwas ab. Dieser Umstand wirkt gleichfalls darauf, dasz letzten Endes so gut wie kein Auxin mehr die Koleoptilbasis erreicht. (s. das Folgende).

Andererseits hörten wir auf S. 845, dasz die Zellen ihr Reaktionsvermögen verlieren, sobald sie eine Zeitlang kein oder nur wenig Auxin bekommen haben. Dieser Umstand beschleunigt seinerseits auch das Aelterwerden, der Auxintransport wird infolgedessen noch mehr gehemmt, und so werden die einzelnen, zum Aelterwerden führenden Prozesse durch die gegenseitige Abhängigkeit voneinander zu einer maximalen Wirksamkeit gebracht.

Es ist also gewissermaszen eine „mehrfache Versicherung des Effektes" vorhanden: 1. reagieren alte Zellen nicht mehr auf das Auxin, 2. nimmt aber auch die Auxinabgabe

ab, wenn mit dem Erwachsensein der alten Zellen der Auxintransport nur noch langsam vor sich geht, 3. wird durch den so entstehenden Auxinmangel das Altern der Zellen beschleunigt.

Folgender Versuch (17/1/33) nach der Biegungsmethode (s. S. 836) erläutert das genauer (Tab. 4):

2 Serien Koleoptilzylinder von ± 30 mm Länge werden dekapitiert, bei der einen Serie wird das Primärblatt entfernt. Eine 3te Serie gleich alter Pflanzen wird 2 Tage später dekapitiert, und hier gleichfalls das Primärblatt entfernt. Die 4te Serie, die Kontrollen werden am 3ten Tag, vor Beginn des Biegungsversuches dekapitiert.

Alsdann werden alle 4 Serien einseitig fixiert, horizontal gestellt und am freien Ende mit Reitern von je 1 g Gewicht belastet. (Serie 1 und 2 wurden z. T. noch stärker belastet). 105 min später wird der Biegungswinkel gemessen.

TABELLE 4.

Reaktionsverm. „alter" Pflanzen.	Biegungswinkel nach Belastung		
	Total	Irreversibel	Reversibel
1. Ser., vor 3 Tagen dek., ohne Primärbl.	1,1°	—	—
2. „ „ 3 „ „ mit „	2,3°	—	—
3. „ „ 1 „ „ ohne „	13,2 ± 1,2	8,6 ± 1,2	4,7 ± 0,4
4. „ Kontrollen	16,2 ± 0,8	8,8 ± 0,8	7,3 ± 0,9

Man sieht, dasz die 3 Tage zuvor dekapitierten Serien, selbst wenn man sie z.T. 3 mal so stark wie die übrigen beiden Serien belastet, praktisch keine Durchbiegung aufweisen.

Dasz ferner die durch das „Aelterwerden" hervorgerufene Steifheit der Pflanzen allein eine Folge der Verhärtung der Zellwände ist, ersieht man aus einem anderen Versuch (14/1/33), der ähnlich wie der eben beschriebene durchgeführt worden war, wobei aber die Zylinder vor Beginn des eigentlichen Biegungsversuches

mit konzentriertem KNO_3 oder Aceton plasmolysiert worden waren.

Die Durchbiegung ist dann wohl allgemein stärker, aber auch hier wiederum bei den vor 3 Tagen dekapitierten Zylindern ohne Primärblatt relativ am schwächsten, bei denen, die das Primärblatt bis zum Versuchsbeginn behalten hatten, etwas stärker, und bei den Kontrollen schlieszlich am stärksten.

Ein ähnliches Resultat ergibt sich, wenn man „natürlich gealterte" Zylinder benutzt.

Das Streckungswachstum wird also nicht eingestellt, weil kein Auxin mehr anwesend ist, oder weil Reaktionsvermögen und Auxintransport abnehmen, sondern weil alle 3 Faktoren gleichzeitig und sich so wechselseitig verstärkend, wirksam sind.

Die sog. Grosze Periode des Wachstums (Sachs 1872; Vogt 1915, S. 197), die ja nur bei Organen mit begrenztem Wachstum vorkommt (Jost 1923, S. 26), ist auch nichts anderes als eine Summe der Reaktionen von Zellen in verschiedenen Alterstadien: eine Summe von „Zell-Grosze Perioden" (vgl. Kostytschew-Went 1931, S. 270). Der Anfang der Groszen Periode ist dann das Stadium, in dem alle Zellen nur kleine Vakuolen haben und von diesen keinen hohen Turgordruck erhalten können, das Ende das Stadium, in dem beinahe alle Zellen ihr Reaktionsvermögen eingebüszt haben.

Aelterwerden und Regeneration der Auxinabgabe nach Dekapitation.

Im Zusammenhang mit den eben behandelten Fragen möchte ich auch noch einige Versuche besprechen, welche sich auf die nach Dekapitation erneut einsetzende Auxinabgabe in Abhängigkeit von dem apikalen Abstand, in dem dekapitiert worden ist, beziehen. Es handelt sich dabei nämlich auch um Vorgänge, die weitgehend von

dem Aelterwerden der ganzen Pflanze bzw. deren einzelnen Zellen abhängig sind.

Die Erscheinung des nach Dekapitation erneut einsetzenden Wachstums hat zuerst Rothert (1894, S. 191ff) entdeckt. Genauer wurde sie durch Dolk (1926) untersucht. Stark (1917, S. 511), Sierp-Seybold (1926), Zollikofer (1928, S. 502), Söding (1929) und Tsi Tsung Li (1930) haben dann die Abhängigkeit des Wachstums nach Regeneration vom Alter der ganzen Pflanze bzw. dem „Alter" der einzelnen Zellen (ob diese mehr apikal oder mehr basal liegen) studiert.

Zusammengefasst (Einzelheiten sehe man bei Du Buy-Nuernbergk 1932, S. 494ff. nach) ergeben die Befunde, die die eben genannten Autoren gemacht haben, folgendes Bild:

Das Wachstum etiolierter Koleoptilen nimmt nach der Dekapitation vorübergehend und dauernd um so mehr ab, je mehr basal dekapitiert worden ist. Die Endlänge von dekapitierten Pflanzen ist daher in *jedem* Falle erheblich geringer als die von intakt gebliebenen Koleoptilen.

Dekapitiert man nur 0,5-höchstens 2 mm von der Spitze, so vermag das Wachstum nach Aufhören der immer sofort auf die Dekapitation folgenden Depression *vorübergehend* doch noch mal die normale Wachstumsgeschwindigkeit erreichen. Bei mehr basaler Dekapitation wird aber nie mehr die ursprüngliche Wachstumsgeschwindigkeit erreicht.

Es gibt nun zunächst 2 Erklärungsmöglichkeiten für diese Tatsachen:

1. Das neue Auxinzentrum produziert dieselbe Menge Auxin wie eine normale Spitze. Da aber durch die Dekapitation die „Hauptwachstumszone", d.h. die reaktionsfähigsten Zellen, fortgenommen sind, so wächst die Pflanze weniger. (Diese Ansicht hat vor allem Stark (1917) gehabt).

2. Das neue Auxinzentrum produziert weniger Wuchsstoff. (Dieser Gedankengang wurde mehr von den übrigen Autoren vertreten).
   Eine weitere dritte Erklärungsmöglichkeit ist als Kombination der Auffassung 1 und 2 anzusehen:
3. Das neue Auxinzentrum produziert weniger Auxin *und* das Reaktionsvermögen nimmt nach der Basis zu (d.h. bei den älteren Zellen) ab.

Ad. 1. Dasz sich das Aelterwerden in der Tat durch eine Abnahme der Reaktionsfähigkeit kenntlich macht, hat sich aus den Versuchen von S. 843ff. ergeben. Allerdings zeigen jüngere (etwa 30 mm lange) Pflanzen dieses weniger deutlich; es spielt daher erst bei der Regeneration älterer, d.h. längerer Pflanzen, das verminderte Reaktionsvermögen eine Rolle.

Ad 2. Dasz jedoch auch die Auxinmenge, welche von dem neuen Auxinzentrum später wieder abgegeben wird, sehr abnimmt, wenn man mehr basal dekapitiert hat, ergibt sich aus folgender Tabelle:

Länge der ursprünglichen Pflanzen = ± 30 mm. Diese wurden in verschiedenem Abstand dekapitiert. 5 Std. danach wurden sie zum 2ten Mal in etwa 2 mm Abstand von der 1. Schnittfläche dekapitiert. Die Auxinabgabe dieser „regenerierten Spitzen", d.h. 2 mm langen Koleoptilzylinder betrug, während eines Zeitraumes von 100 min festgestellt und ausgedrückt in Krümmungsgraden von Reaktionspflanzen:

Kontrollpflanzen	= 30°
In 3 mm apikalem Abstand dekapitierte Pflanzen	= 20°
„ 12 mm „ „ „ „	= 3°
„ 22 mm „ „ „ „	= 1°

Ad. 3. Die eben, ad 1 und ad 2 angeführten Angaben beweisen deutlich, dasz nur die 3te Auffassung, d.h. die Kombination von 1 und 2, die Erscheinungen bei der Regeneration der Auxinabgabe nach Dekapitation richtig

erklärt. So beruht also auch die Tatsache, dasz dekapitierte Koleoptilen nie ihre normale Endlänge erreichen, auf einer gegenseitigen Wechselwirkung von Faktoren.

4. Das Wachstum der Avena-Koleoptile unter dem Einfluss des Lichtes.

Nachdem in dem vorhergehenden Abschnitt die allgemeinen Faktoren auszer Licht in ihrer Wirkung auf das Wachstum behandelt worden sind, wenden wir uns nunmehr dem Einfluss des Lichtes auf die Wachstumsprozesse zu. Dieses Thema bildet gleichzeitig das natürliche Verbindungsglied zwischen den beiden Hauptthemata meiner Arbeit: Wachstum und Phototropismus.

Obwohl die durch das Licht beeinflussten Reaktionen auch quantitativ von der Qualität, Intensität und Menge des dargebotenen Lichtes abhängen, wollen wir auf die dadurch neu aufgeworfenen Fragen lieber erst im 5ten Abschnitt, bei der Besprechung des eigentlichen Phototropismus eingehen. In dem Verlauf und der jeweiligen Form der phototropischen Krümmungen hat man besonders charakteristische Indikatoren für das gerade bestehende Wachstum, die bei der Untersuchung des allseits gleichmäszigen Wachstums fehlen. Ich will daher in diesem Abschnitt den Lichteinfluss hauptsächlich nur qualitativ betrachten.

§ 1. *Einfluss verschiedener Wellenlängen auf das Wachstum.*

Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gesamtentwicklung der Avena-Koleoptile in Abhängigkeit von der Wellenlänge liegen bisher nur wenig Daten vor; nur Koningsberger (1922) und Bergann (1930) haben ihren Einfluss auf die Lichtwachstumsreaktion untersucht.

Schon früher beobachtete Vogt (1915, S. 250, 255), dass schwaches rotes Licht die Wachstumsgeschwindigkeit etwas erhöht, die Endlänge dagegen etwas verringert, doch

wird in seinen Versuchen nach Bergann (1930, S. 700) die Ultrarot-Strahlung von Einfluss gewesen sein. Von Du Buy-Nuernbergk (1929, S. 619,808ff.) ist die Einwirkung verschiedener Wellenlängen allein in Bezug auf das Auswachsen des Mesokotyls behandelt worden, indem die Versuchspflanzen nur während einiger Stunden und während eines bestimmten Entwicklungsstadiums beleuchtet wurden. Später hat Lange (1929) diese Daten für rotes Licht und kurze Beleuchtungszeiten bestätigen können.

Die von Du Buy-Nuernbergk (1929) aufgefundenen Tatsachen bestehen hauptsächlich darin, dasz die kurzwelligen Strahlen die Endlänge sowohl von Koleoptile als auch Mesokotyl herabsetzen. Je mehr man sich im Spektrum der Wärmestrahlung nähert, umso mehr wird nur das Wachstum des Mesokotyls gehemmt, wobei zum Schluss bei ausschlieszlicher Ultrarot-Strahlung nur noch die Koleoptile auswächst.

Jedoch hat das eben Gesagte nur dann Gültigkeit, wenn man die Bestrahlung auf die ersten Entwicklungsstadien verlegt. Bei längerer Belichtungszeit wächst nämlich das Mesokotyl wieder aus. Damit konne ich zur Behandlung der Frage, wie das Wachstum verläuft, wenn man die Koleoptilen schon von Beginn der Keimung an bis zum Erreichen der Endlänge beleuchtet, evtl. nach Durchbruch des Blattes.

Darüber gibt folgender Versuch einige Daten.

Versuch. Bestrahlung mit den Wellenlängen 3760, 4360, 5460 Å (Hg-Lampe als Lichtquelle) und 6000 Å (Glühlampe + CuSO, 6 % (1 cm) + BG 9 (2 mm) + RG 2 (2 mm).

Alle verschiedenfarbigen Strahlen hatten im Anfang eine Intensität von etwa 170, später 80 $Erg/cm^2/sec$. Länge in mm. D = Primärblatt durchgebrochen. 12-15 Pfl./Serie.

	21-11-'31		22-11-'31			24-11-'31		
	Kol.	Mesok.	Kol.	Mesok.	D %	Kol.	Mesok.	D %
U-Violet	6	0	22	1,5	40	39,5	13,5	100
Blau	7,4	0	23,7	1,5	0	44,3	18,3	100
Gelb	6,5	0	24,0	1,5	0	51,2	19,7	90
Rot	8,4	0	26,6	1,5	0	46,4	19,6	90
Dunkel	0	0	12,5	1,5	0	50,3	22,5	90

Ergänzende Versuche mit höheren Energiemengen sind hier aber noch nötig.

Im übrigen ergibt mein Versuch, dasz die Endlängen um so kleiner ausfallen, je kleiner auch die Wellenlängen sind. Da es sich bei der Koleoptile um ein chlorophyllfreies Organ handelt, so sind diese Daten nicht durch die stoffwechselphysiologischen Wirkungen einer etwaigen Assimilation beeinflusst, wie das sonst bei den meisten Versuchsobjekten der Fall ist, die man für derartige Untersuchungen (Funke 1931, Klebs 1917 u. a. m.) gebraucht hat.

Über den Einfluss monochromatischen und polychromatischen (weiszen) Lichtes auf die Lichtwachstumsreaktionen.

Hier ist auch noch der Ort, auf die Frage einzugehen, ob sich die Wirkung monochromatischen Lichtes auf die Lichtwachstumsreaktionen qualitativ von der polychromatischen (vor allem weiszen) Lichtes unterscheidet. Koningsberger (1922, S. 99) glaubte, eine bejahende Antwort darauf geben zu müssen. Er führte den wellenförmigen Verlauf der bei weiszem Lichte erhaltenen Lichtwachstumsreaktionen auf den zusammengesetzten Charakter dieser Strahlung zurück. (Abb. 13). Bergann (1930, S. 706) hat diese Ansicht bestritten.

Nuernbergk-Du Buy (1930, S. 491, 1933, S. 999) haben aber schon darauf hingewiesen, dasz derartige wellenförmigen Lichtwachstumsreaktionen mehr oder weniger durch die von den Versuchspflanzen ausgeführten Nutationen verursacht sein können, was bei der Messmethode

Koningsbergers nicht ausgeschlossen ist (vgl. auch van Dillewijn 1927, S. 319).

Um noch sicherer zu gehen, habe ich folgenden Versuch hierüber ausgeführt:

Eine Koleoptile wurde mit dem sichtbaren Spektrum der

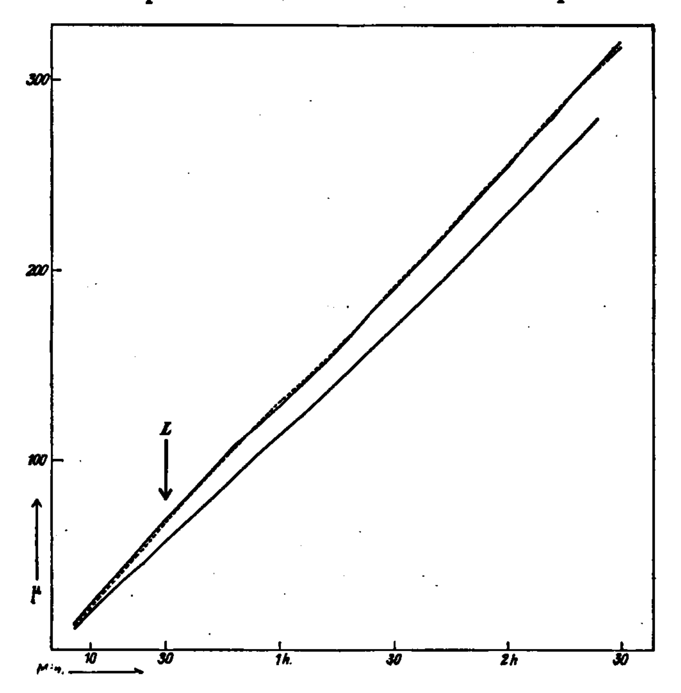


Abb. 13. Eine aus den Daten von KONINGSBERGER (1922, S. 80, 83, 93. Tab. 20, 23, 29) zusammengestellte Wachstumskurve einer Avena-Koleoptile. Zeit in min. Länge in μ. Obere Kurve: 28 mm, mittlere Kurve: 31,5 mm, untere Kurve: 25,5 mm Anfangslänge.

Hg-Lampe (4360, 4920, 5460, 5780 Å; Filter = $CuSO_4$ 6 % (1 cm) + Chinin 0,4 % (5 cm) + BG 9 (2 mm) zweiseitig mit einer Energie von etwa 1,6 + 1,6 (total = 3,2) Erg/cm^2 sec beleuchtet. Dieselbe Energiemenge, einseitig gegeben, würde eine 1. + Krümmung hervorrufen.

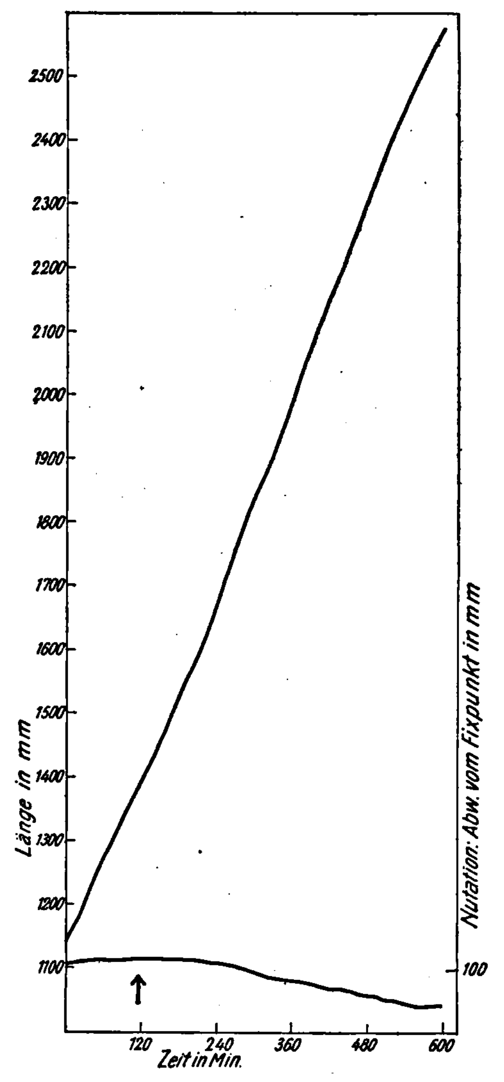


Abb. 14. Wachstums- und Nutationskurve einer Koleoptile. Bel.: „weisses" Licht (↑). Länge in mm. 225 × vergr. Zeit in min.
Obere Kurve = Wachstumskurve.
Untere „ = Nutations „

Das Wachstum wurde kinematographisch registriert, der Film später mit Hilfe der auf S. 817 beschriebenen Methode ausgemessen.

Die obere Kurve zeigt das Wachstum (linke Ordinate), die untere die Nutationen (rechte Ordinate) des Versuchsobjektes an. Man sieht, dasz die Wachstumskurve praktisch eine gerade Linie bildet.

Nun machte ich genau den gleichen Versuch mit einer anderen Pflanze bei alleiniger Beleuchtung mit 4360Å, 8 Erg/cm^2 sec, einer Energiemenge, die ebenfalls eine 1. + Krümmung induziert. (Abb. 15).

Jetzt, bei monochromatischer Beleuchtung, treten zufällig wohl Schwankungen auf. Ein Blick auf die unten stehende Nutationskurve lässt aber sehen, dasz in dem Augenblick, wo die Pflanze von der Kamera weg, oder nach ihr zu nutiert, gleichzeitig eine „Verringerung" bzw. „Beschleunigung" des Wachstums stattfindet. Eine Korrektur würde daher hier wohl auch eine gerade Wachstumskurve ergeben.

Dieser Versuch zeigt, dasz innerhalb der gebrauchten Wachstumsvergröszerung (225 fach) das Wachstum der Avena-Koleoptile sowohl nach schwacher monochromatischer als auch polychromatischer Belichtung konstant verläuft. Gleichzeitig gibt er einen Hinweis darauf, dasz man bei Wachstumsmessungen mittels Auxanometers oder Horizontalmikroskops (Kathetometers), wo das Anbringen einer Korrektur für die Nutationen sehr umständlich ist, etwaige Befunde von wellenförmigem Wachstum sehr kritisch zu betrachten hat und ihnen keinen zu groszen Wert beilegen darf, solange sie nicht stark ausgesprochen sind.

Ich will keineswegs behaupten, dasz es überhaupt kein wellenförmiges Wachstum gibt. Genau so, wie sich eine, unter normalen Umständen als kontinuierlicher Vorgang anzusehende Energieemission eines leuchtenden Atoms in die einzelnen Quanten auflösen lässt, so ist wohl auch

das Wachstum einer Koleoptile bei sehr hoher Vergröszerung diskontinuierlich. Ich will nur darauf hinweisen, dasz man nicht dort bereits ein diskontinuierliches Wachstum an-

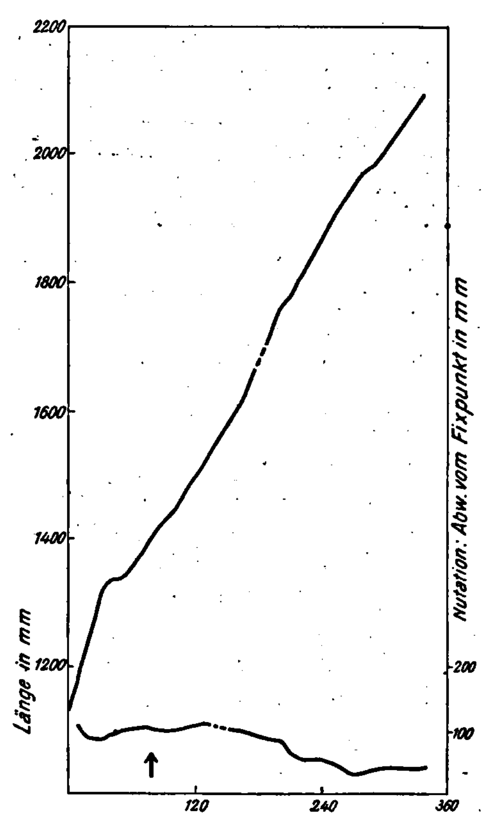


Abb. 15. Wachstums- und Nutationskurve einer Koleoptile. Bel.: 4360Å (↑). Länge in mm. Etwa 225 × vergr. Zeit in min.
Obere Kurve = Wachstumskurve
Untere „ = Nutations „

nehmen soll, wo die Art der Beobachtungsmittel — kritisch betrachtet — einen solchen Schluss überhaupt noch nicht zulässt.

Abgesehen von der eben behandelten und negativ beantworteten Frage, ob sehr schwaches weiszes Licht ein wellenförmiges Wachstum hervorruft, bleibt dann noch das Problem bestehen, ob nicht vielleicht eine phototropisch unwirksame Wellenlänge, die gleichzeitig mit einer phototropisch wirksamen auf die Pflanze fällt, das durch letztere hervorgerufenes Ergebnis irgendwie zu beeinflussen vermag. Etwa, man belichtet gleichzeitig mit $\lambda = 4360$Å (ph. wirksam) und $\lambda = 5780$Å (ph. unwirksam), wird dann die Wirkung von $\lambda = 4360$Å irgendwie verändert?

Hierauf kann ich mangels einschlägiger Versuche — die leider auch in der betreffenden Literatur nicht zu finden sind — keine eindeutige Antwort geben. Ich möchte aber glauben, dasz, wenn bei der Koleoptile schon ein derartiger Einfluss vorhanden ist, er dann nur sehr gering sein kann und wo möglich innerhalb der physiologischen Variabilität der einzelnen Pflanzen fällt.

Es kommt dabei ja auch auf allerlei Nebenumstände an, z.B. ob die Energie der phototropisch unwirksamen Strahlung sehr hoch ist. Dann könnte vielleicht eine geringe Temperaturerhöhung der Pflanze eintreten, die natürlich auf die phototropische Reaktion ihren Einfluss ausübt. Diese besteht ja nicht nur aus der, von der Temperatur praktisch unabhängigen photochemischen Reaktion, sondern auch aus einer ganzen Reihe anderer, im Gefolge davon auftretenden chemischen Reaktion mit mehr oder weniger groszem Q_{10}.

Lichtwirkung und Temperaturerhöhung.

Um einen Anhalt zur Beantwortung dieser Fragen zu bekommen, habe ich bei Pflanzen, die mit monochromatischem Lichte beleuchtet werden, thermoelektrisch (Methode siehe S. 812) einige Temperaturmessungen vorgenommen. Das Resultat ist aus Tab. 5. ersichtlich.

Es zeigt sich also, dasz die Strahlen des sichtbaren

Spektrums bis ins Rot hinein, selbst wenn sie ziemlich intensiv sind, einzeln gegeben kaum eine nennenswerte Temperaturerhöhung hervorzurufen vermögen. Auch wenn man das ganze sichtbare Spektrum, also weiszes Licht, auf die Koleoptilen fallen lässt, beträgt sie noch nicht 1° C. Erst wenn dem sichtbaren Spektrum die bei der

TABELLE 5.

Lichtquelle: Kohlebogenlampe.

Die Ablesung des Galvanometers geschah bei der Temperaturmessung immer 60 sec nach Einschaltung des Lichtes oder noch später, damit Konstanz zwischen Wärmeein- und -Ausstrahlung vorhanden war.

Temperatur der Umgebung in ° C.	Lichtfarbe und Filteranordnung. $CuSO_4$ 6 % (1 cm); BG 4 (2 mm) RG 5 (2mm); OG 2 (2 mm)	Energie am Standort der Pflanze in Erg/cm^2 sec	Temperatur Differenz gegenüber Umgebung
20.6	Blau: $CuSO_4$ + BG 4...	1075	0,13° C
	Weisz: $CuSO_4$..........	12100	± 0,85° C
	Rot: $CuSO_4$ + RG 5....	560	± 0,065° C
	Gelb-Rot: $CuSO_4$ + OG2	3100	± 0,3° C
	Weisz: ohne jedes Filter	nicht gemessen	13°-17° C und mehr [1])

Bogenlampe ziemlich starke ultrarote Strahlung beigefügt ist, findet man bedeutende Temperaturerhöhungen, die dann physiologisch auch sehr groszen Einfluss haben können (s. S. 868ff.).

Aus der Tabelle kann man ferner ersehen, dasz die Koleoptile durch das blaue Licht relativ stärker erwärmt wird als durch die anderen Spektralbezirke einschlieszlich Weisz, was auf die stärkere Absorption der kurzwelligen

---

[1]) 10 sec nach Einschaltung des Lichtes = 13° C.
12 „ „ „ „ „ = 17° C.
> 12 „ „ „ „ „ = > 17° C.

Strahlen (vgl. Nuernbergk, 1927) zurückzuführen ist. Vergleicht man nämlich für die einzelnen Lichtfarben, wie viel Ergs jedesmal für die Erhöhung der Koleoptil-Temperatur pro 0,01° C nötig gewesen waren, so findet man folgende Zahlen:

Im Blau waren nötig 84 Erg,
„ Rot „ „ 86 „ ,
„ Gelb-Rot „ „ 103 „ ,
„ Weisz (ohne Ultrarot) waren nötig 142 Erg, um die Temperatur der Koleoptile um 0,01° C zu erhöhen.

Im übrigen sei hier noch darauf hingewiesen, dasz die Messung der Energie in Ergs mittels einer Thermosäule den Vorzug hat, dasz man ohne eigentliche Temperaturmessung schon ungefähr abschätzen kann, ob die Temperaturerhöhung des Versuchsobjektes berücksichtigt werden muss oder nicht. Die Thermosäule misst ja nur die auf der geschwärzten Auffangfläche in Wärme verwandelte Strahlung; ist diese grosz, so wird wahrscheinlich auch eine Pflanze, selbst wenn sie viel weniger als eine schwarze Fläche absorbiert, relativ doch mehr erwärmt werden.

Zusammenfassend kann man sagen, dasz die Temperaturerhöhung durch die Bestrahlung bei kurzen Wellenlängen überhaupt und bei längeren sichtbaren Wellenlängen dann, wenn diese nicht zu grosze Intensität haben, vernachlässigt werden kann, dasz sie aber wohl berücksichtigt werden muss, wenn man mit intensivem Licht ohne Ausschaltung der langwelligen Wärmestrahlung arbeitet.

§ 2. *Analyse der Lichtwirkung auf das Wachstum.*

Schon Blaauw (1909, S. 276) stellte fest, dasz die maximale spektrale Empfindlichkeit der phototropischen Reaktionen der Avena-Koleoptile bei 4650 Å liegt. Auch bei 4360 Å ist die Empfindlichkeit noch sehr erheblich (l.c., S. 271). Koningsberger (1922, S. 77) konnte

Blaauws Angaben bestätigen, er fand bei 4600—4800 Å die gröszte spektrale Empfindlichkeit, doch war diese bei 4400—4600 Å nicht viel geringer. Du Buy-Nuernbergk (1929, S. 812) schlieszlich erzielten bei 4360 Å alle Stadien der phototropischen Krümmung. die überhaupt bei Avena möglich sind (s. S. 882). Daraus ergab sich, dasz 4360 Å eine phototropisch sehr wirksame Wellenlänge ist. Aus diesem Grunde habe ich damit auch meine, den Einfluss der kürzeren Wellenlängen betreffenden Wachstumsversuche durchgeführt, insoweit letztere für die Analyse des Phototropismus notwendig sind. Ueberdies wird die Wellenlänge 4360 Å genügend kräftig von der Hg-Lampe emittiert (vgl. Nuernbergk 1933, S. 780, 787) und kann mit Hilfe von Lichtfiltern auch leicht isoliert werden (Nuernbergk-Du Buy 1930, S. 445).

Analog zu der Betrachtung des Einflusses anderer Aussenfaktoren auszer Licht auf das Wachstum können wir, wenn wir das Auxin als Ausgangspunkt wählen, unser Problem wieder in die 3 Teile zerlegen:

1. Einfluss des Lichtes auf die Auxinabgabe,
2. „ „ „ „ den Auxintransport,
3. „ „ „ „ die Auxinwirkung.

In der Pflanze sind diese 3 Prozesse natürlich alle miteinander verknüpft und beeinflussen einander gegenseitig. Es hängt somit auch von der Definition, welche man den eben erwähnten 3 Begriffen gibt, ab, ob man berechtigt ist aus den verschiedenen Versuchen irgendwelche Schlussfolgerungen zur Begründung theoretischer Anschauungen zu ziehen.

1. Die *Auxinabgabe* wird an der Auxinmenge gemessen, welche eine Spitze von bestimmter Länge nach irgendwelcher Vorbehandlung an Agarwürfelchen in bestimmter Zeit abgibt. Man kann sie auch indirekt an dem Betrag des Wachstums einer Pflanze, von der nur die

Spitze eine bestimmte Behandlung erfahren hat, feststellen.

Nun sind in dem eben definierten Prozess der Auxinabgabe folgende 2 Faktoren enthalten:

a. die Aktivität der eigentlichen Auxinproduktion, d.h. die Produktion s.s. bestimmter Zellen,

b. die Abfuhrmöglichkeit des erzeugten Auxins durch die Nachbarzellen, d.h. der Abtransport des Auxins.

Jeder der beiden Teilprozesse kann durch den variierten Aussenfaktor unabhängig von dem anderen geändert werden. Die Frage der Auxinabgabe ist also, wie sich dann auch aus den Versuchen ergeben wird, teilweise eine Transportfrage.

2. *Der Auxintransport.*

Da die Avenakoleoptile eine massive Spitze und eine hohle Basis besitzt, so ist es verständlich, dasz der Transport in diesen beiden Teilen der Pflanze quantitativ verschieden vom Lichte beeinflusst wird.

Man muss daher unterscheiden:

a. den Längstransport in dem massiven Teil der Spitze,
b. „ Quertransport „ „ „ „ „ „ ,
c. den Längstransport in dem hohlen Zylinder der Basis,
d. „ Quertransport „ „ „ „ „ „

a. Einfluss des Lichtes auf die Auxinabgabe.

Will man ganz allgemein den Lichteinfluss auf die Auxinabgabe der Spitzen untersuchen, so werden diese während der Belichtung oder danach auf Agarplättchen gesetzt. Beleuchtet man einseitig, so lässt sich nach F. W. Went (1928, S. 101) das Auxin auch getrennt an Licht- und Schattenseite auffangen (zur Methodik s. S. 893). Es ist nun bemerkenswert, dasz die Gesamtmenge des in die beiden einzelnen Agarblöckchen gelangenden Auxins

bei einseitiger Beleuchtung stets variabler ist als die Menge, die man erhält, wenn man während der einseitigen Belichtung das Auxin nur mittels eines einzigen, unter der ganzen Schnittfläche ruhenden Agarplättchens auffängt. Daraus ergibt sich also, dasz das getrennte Auffangen des Auxins an Licht- und Schattenseite mit einigen, in der Methode ihre Ursache habenden Fehlerquellen verbunden ist.

Die Versuche, bei denen die Auxinabgabe unter dem Einfluss einer Belichtung gemessen worden ist, weisen aber auch schon eine ziemliche Variabilität der Resultate auf. Schon F. W. Went (1928, S. 93), der die Auxinabgabe während Belichtung mit 10 sec. × 100 MK untersuchte, hat hierauf aufmerksam gemacht. Er beobachtete bei dieser Lichtmenge eine Verringerung der Auxinabgabe von etwa 18 %[1]).

Ich selbst machte 2 Reihen Versuche:

1. Messung der Auxinabgabe nach *Vorbelichtung* (mit schwacher Intensität (Tab. 6), mit höherer Intensität (Tab. 7).

2. Messung der Auxinabgabe *während* der Belichtung (Tab. 7*a*) unter Anwendung verschiedener Lichtintensitäten.

1. Schwaches Licht von $\lambda = 4360$ Å, Lichtmenge = 4,8—8,4 % Erg/cm² sec bewirkt, wie Tab. 6 zeigt, sogar eine geringe Erhöhung der Auxinabgabe (hier ist mit Rücksicht auf die Versuche von S. 887 einseitig mit einer der 1.+ phototropischen Krümmung entsprechender Intensität belichtet worden.

[1]) Vielleicht wird die Variabilität z.T. dadurch verursacht, dasz die Mitbelichtung des zum Auxinauffangens dienenden Agars dessen physikalischen Zustand etwas ändert (vgl. S. 872); Pincussen 1930, S. 117, 488.

TABELLE 6.

Auxinabgabe nach Vorbelichtung mit Lichtmengen, entsprechend einer 1. + Krümming.

Hg-Lampe. Versuch vom 25.9.'32. λ = 4360 Å, Lichtmenge = 4,2—8,4 Erg/cm². Dekapitation sofort nach der Belichtung.

Die Zahlen zwischen Klammern geben die Zahl der gekrümmten Reaktionspflanzen an.

Konzentration 2 Spitzen/Würfel während 30 min. Die belichteten Spitzen sind jeweils nach 30 min wieder auf frische Würfelchen gesetzt.

0 — 30 min	11 (10)	Reaktionspflanzen	12.0°	± 1.2	Krümmung
30— 60 „	12 (12)	„	19.4°	± 1.3	„
60— 90 „	11 (10)	„	24.6°	± 1.3	„
90—120 „	11 (10)	„	14.0°	± 1.1	„
Unbelichtete Kontrollen.					
0 — 30 min	6 (6)	Reaktionspflanzen	11.1°	± 1.4	„

Versuch vom 27.9.'32.

Versuchsbedingungen wie beim vorhergehenden Versuch.

2 Spitzen/Würfel während 30 min.

0 — 30 min	12 (11)	Reaktionspflanzen	7.3°	± 1.1	Krümmung
30— 60 „	12 (10)	„	7.5°	± 1.3	„
60— 90 „	9 (9)	„	9.9°	± 1.3	„
90—120 „	10 (7)	„	12.6°	± 1.3	„
Unbelichtete Kontrollen.					
0 — 30 min	6 (4)	„	7.5°	± 2.6	„
30— 60 „	6 (5)	„	5.8°	± 1.6	„

Die Auxinabgabe nach Vorbelichtung mit einer mittleren Intensität (250—300 Erg/cm² sec.) war stets geringer als bei Kontrollen, die kein Licht bekommen hatten. Beim Versuch vom 6/3/33 war die Dauer der Vorbelichtung ohne groszen Einfluss auf die Auxinabgabe, während beim Versuch vom 11/3/33 ein deutlicher Einfluss der länger währenden Beleuchtung auf die Spitzen zu konstatieren ist: die abgebene Auxinmenge nimmt nach und nach wieder zu. Der letztere Versuch ist wohl zuverlässiger, weil die Prozentzahl der gekrümmten Reaktionspflanzen gröszer

ist. Weiter ist diese Versuchsmethode auch einwandfreier als die folgende, weil ein Auffangen während der Beleuchtung zu Komplikationen Anlass geben kann.

TABELLE 7.

Auxinabgabe nach Vorbelichtung mit mittelstarken Lichtintensitäten.

Versuch vom 6.3.'33.

Beleuchtung von intakten Pflanzen. Dekapitation sofort nach der Beleuchtung.

1 Spitze/Würfel während 60 min. Kohlebogenlampe $\lambda \approx 4360$ Å Intensität ± 250 Erg/cm² sec.

Die Zahlen zwischen Klammern geben die Zahl der gekrümmten Reaktionspflanzen an.

1 Std. vorbelichtet	10 (8)	Reaktionspfl.	6.8° ± 0.8	Krümmung
2 „ „	10 (7)	„	6.4° ± 0.8	„
3 „ „	10 (5)	„	4.6° ± 1.2	„
Kontrolle „	12 (12)	„	12.3° ± 0.6	„

11.3.'33.

Versuchsbedingungen wie beim vorhergehenden Versuch. Intensität ± 300 Erg/cm² sec.

1 Std. vorbelichtet	9 (8)	Reaktionspfl.	16.8° ± 1.6	Krümmung
2 „ „	11 (9)	„	15.3° ± 1.2	„
3 „ „	11 (8)	„	17.2° ± 1.2	„
4 „ „	11 (11)	„	18.0° ± 1.7	„
Kontrolle	12 (11)	„	20.8° ± 1.6	„

2. Die Auxinabgabe *während* der Belichtung untersuchte ich bei starkem weiszen Licht (Intensität = ca. 1300—1500 Erg/cm² sec) einer Kohlebogenlampe unter Ausschaltung der ultraroten Wärmestrahlung. Es ergab sich eine bemerkenswerte Verringerung (ca. 55—68 %) der Auxinabgabe gegenüber Dunkelkontrollen (= 100 %). Die Resultate dieser Versuche (vom 3—6/10/32; Tab. 7*a*) stehen also in Uebereinstimmung mit denen, die ich bei Vorbelichtung bekam (Tab. 7), und den von F. W. Went (l.c.) erhaltenen Ergebnissen.

TABELLE 7*a*.

Auxinabgabe während intensiver Belichtung isolierter Spitzen.

22.9.'32.

1 Spitze/Würfel während 90 min auf Agar. Alles belichtet.

Die Zahlen zwischen Klammern geben die Zahl der gekrümmten Reaktionspflanzen an.

Belichtete Spitzen	Reaktions-pflanzen	Krümmung
Sonne + $CuSO_4$ (6 % 1 cm) + BG 9 (2 mm)	12 (12)	25.3° ± 1.4
Diffuses Licht (Nordfenster)	10 (9)	17.6° ± 1.7
Hg-Lampe + $CuSO_4$ + weisses Glas	12 (10)	24.2° ± 1.6
J = 1300 Erg/cm² sec		
Kontroll-Spitzen	10 (10)	22.7° ± 1.6

3.10.'32.

1 Spitze/Würfel während 60 min auf Agar. J × t = 1300 Erg/cm² sec × 60 min.

Belichtete Spitzen			
Kohlebogenlampe + $CuSO_4$	12 (9)	12.1° ± 1.0	68 %
„ „	12 (8)	13.2° ± 0.9	
„ „	12 (10)	11.7° ± 0.5	
Kontroll-Spitzen	12 (11)	18.1° ± 1.3	100 %

6.10.'32.

1 Spitze/Würfel während 60 min auf Agar und belichtet. Lichtmenge = ≈ 1500 Erg/cm² sec × 60 min.

Belichtete Spitzen			
Kohlebogenlampe + $CuSO_4$	8 (8)	14.6° ± 1.6	55 %
„ „	10 (10)	13.0° ± 0.8	
„ „	10 (8)	11.1° ± 0.8	
Kontroll-Spitzen	12 (10)	23.6° ± 2.3	100 %

Starkes Sonnenlicht *ohne* Ausschaltung der Wärmestrahlung sistierte die Auxinabgabe vollkommen.

Die Resultate des Versuches vom 22/9/32 sind divergierend:

Sonne unter völliger Eliminierung der Wärmestrahlung

($CuSO_4$) + Schott BG 9 (2 mm) zeitigte eine geringe Erhöhung der Auxinabgabe [1]) (vgl. Klebs 1917-I, S 37). Dasselbe war der Fall, wenn die Spitzen von dem *rotfreien* sichtbaren Spektrum der Hg-Lampe (J = 1300 Erg/cm^2 sec) getroffen wurden. [2])

Demgegenüber war bei diffuser Tageslichtbeleuchtung eine Verringerung der Auxinabgabe zu konstatieren.

Fassen wir das Resultat der obigen Versuche zusammen, so können wir sagen:

Schwaches blaues Licht bewirkt *keine* Verminderung der Auxinabgabe. Dasselbe ist vielleicht der Fall bei starkem weiszem Licht, wo aber das Rot und alle Wärmestrahlung vollkommen eliminiert sind (Versuch vom 22/9/32, Tab. 7*a*).

Starkes weisses Licht mit Rot, aber ohne Wärmestrahlung (Versuche vom 3—6/10/32) verringert dagegen die Auxinabgabe.

Starkes weisses Licht mit Wärmestrahlung wirkt besonders hemmend auf die Auxinabgabe ein (vgl. dazu das auf S. 861 über den Temperatureinfluss Gesagte).

Wenn wir es nun als sicher ansehen können, dasz das Licht bei genügender Intensität die Auxinabgabe zu verringern vermag, so bleibt die Frage offen, wie diese Erscheinung zu erklären ist. 3 Möglichkeiten sind dabei vorhanden:

1. Das Auxin selber wird vom Licht beeinflusst und inaktiviert.
2. Die Produktion des Auxins wird beeinflusst.
3. Der Transport wird schon in der 2 mm langen Spitze durch das Licht geändert.

[1]) Auch in diesem Falle ergaben mehrere Versuche ähnliche Resultate.

[2]) Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, dasz bei diesen beiden Versuchen die Erhöhung der Auxinabgabe einer vorübergehenden Erhöhung der Lufttemperatur zuzuschreiben ist (vgl. S. 822), welche ja bei nicht zu langer Dauer fördernd auf die Auxinproduktion einwirkt. Womöglich wäre sonst auch hier ein hemmender Lichteinfluss zu Tage getreten.

Die Möglichkeit 1) fällt, wie schon F. W. Went (1928, S. 63) zeigen konnte, weg. Auch die praktischen Erfahrungen, die man beim Arbeiten mit Auxin bekommt, sprechen gegen sie. Z.B. braucht man das künstliche Urin-Auxin nicht besonders vor dem Lichte zu schützen. Es zersetzt sich wohl allmählich, tut das aber auch im Dunkeln, Vakuum usw. Spektrographisch konnte nachgewiesen werden, dasz dabei die Doppelbindung in dem Molekül ihre Lage verändert (s. Kögl, 1933).

Nicht ausgeschlossen ist es dagegen, dasz das Licht auf ein Vorstadium des Wuchsstoffs oder einen Stoff, der für die Auxinproduktion notwendig ist, einwirkt und diese angreift. Sehr grosz ist aber die Möglichkeit nicht, wenn man die chemische Beschaffenheit des Auxins bzw. seiner Vorstadien in Betracht zieht. Es ist dort (in vitro) ja keine Absorption im sichtbaren Licht vorhanden, auch scheinen die Vorstadien nicht photochemisch empfindlich zu sein.

Obwohl man diese letztgenannten Möglichkeiten nicht vernachlässigen darf, so lassen sie sich leider z.Z. noch nicht beweisen. Es ist praktisch unmöglich, nur allein die produzierenden Zellen der Spitze zu belichten, vielmehr stehen auch immer die darunter befindlichen Zellen, in denen schon Auxintransport stattfindet, unter dem Lichteinfluss. Damit aber kommen wir auf die oben angeführte 3. Möglichkeit zu sprechen: das Licht beeinflusst den Transport in der Spitze. Die Beeinflussung der Auxinabgabe durch das Licht kann also sehr wohl eine Transportfrage sein. Wie man aus dem folgenden ersieht, ergibt sich in der Tat aus der durch das Licht hervorgerufenen Aenderung der transportierenden Zellen eine ausreichende Erklärung für die beobachteten Erscheinungen (s. S. 876).

b. Einfluss des Lichtes auf den Transport.

Da das Auxin nicht mikrochemisch nachgewiesen werden kann, so lässt sich der Transport auch wieder nur an der

Auxinmenge, welche an Agarwürfelchen abgegeben wird, messen (s. S. 863). Man geht also von einer bekannten Auxinmenge aus, und lässt diese sich durch möglichst gleichartige Zellen fortbewegen. Man kann die Zellen nun all- oder einseitig beleuchten und die Totalmenge oder die an der Licht- und Dunkelseite abgegebenen Teilmengen gesondert auffangen usw.

I. Einfluss von $\lambda = 4360$ Å auf den Längstransport in der Spitze.

Wir sahen schon, dass man den Längstransport in der Spitze nicht direkt untersuchen kann.

Aus den erwähnten Versuchen kann man nur schliessen: Schwaches Licht ($J = 0$—9 Erg/cm^2 sec) hat keinen hemmenden Einfluss.

Starkes Licht ($J = 1300$ Erg/cm^2 sec) ergibt eine Verringerung der am Ende des Transportweges abgegebenen Auxinmenge. Wie wir aber schon auf S. 868 sahen, liefern die Spitzen sehr oft wohl dieselbe Auxinmenge wie Kontrollen. Eine kurze Transportbahn wird also durch das Licht wenig beeinflusst. Wohl aber ist das der Fall, wenn der Transportweg länger ist. Wir sahen schon auf S. 826, dasz die Produktion von dunkel gehaltenen Spitzen von der Länge der dekapitierten Pflanze abhängig ist. Diese Tatsache lässt sich nur so verstehen, dasz zwar die Produktion s.s. *nicht* beeinflusst wird, wohl aber die Abgabemöglichkeit, die ihrerseits in unserem Fall eine Funktion des jeweiligen Transportwiderstandes ist.

II. Einfluss von 4360 Å auf den Längstransport in dem hohlen Teil der Koleoptile.

Als ich zuerst den Einfluss des Lichtes auf den Längstransport in dem hohlen Teil der Koleoptile untersuchte, stiesz ich gleich auf verschiedene Schwierigkeiten.

Ich benutzte dazu anfangs Zylinder von 8 mm Länge.

Diese wurden auf auxinfreie Agarwürfelchen gesetzt. Auf die apikale Schnittfläche brachte ich Agarwürfelchen mit 25° Avena- Auxinkonzentration. *Sofort* nach Aufsetzen des Wuchsstoffes wurde ein Teil der Pflanzen belichtet und nach 120 min die in den unteren Würfelchen angekommene Auxinmenge bestimmt.

Das Ergebnis war, dasz die belichteten Zylinder weniger Auxin in die basalen Würfelchen abgegeben hatten als die unbelichteten Kontrollen (Vers. 5/2/32; 6/2/32). Nun war es aber möglich, dasz diese Verringerung der abgegebenen Auxinmenge auf einen gröszeren Verbrauch in den belichteten Zellen zurückzuführen war (vgl. S. 831). Deshalb wurde der Versuch wiederholt und nun auch die Auxinmenge bestimmt, die sich beim Ende des Versuches noch in den oberen Würfelchen befand, nachdem diese 90 min lang auf den Zylindern gestanden hatten. Es ergab sich, dasz dann die oberen Würfelchen der unbelichteten Kontrollen kein Auxin mehr enthielten, wohl aber die der belichteten Zylinder, und zwar in der Konzentration von etwa 6° (Vers. 10/10/32).

Dieses Resultat konnte nun *u.a.* auch davon die Folge sein, dasz die eine Serie Agarwürfelchen während der Belichtung gegenüber der anderen, im Dunkeln gebliebenen ihren physiko-chemischen Zustand etwas geändert hatte, sodasz die betreffenden Würfelchen das Auxin schlechter abgaben (vgl. S. 865, Anm.).

Um diese Möglichkeit zu eliminieren, experimentierte ich dann folgendermaszen: Zuerst wurden alle Zylinder im *Dunkeln* mit Auxin versehen, dann erst wurde ein Teil derselben beleuchtet.

Ferner wurden auch keine hohen Auxinkonzentrationen, sondern nur solche von 40—80° (Urin-Auxin) benutzt, denn

1. könnte nämlich sonst der wirksame Querschnitt der Transportbahnen seinen Einfluss geltend machen;

2. ist der Verbrauch in den Zylindern bei hohen Konzentrationen schwieriger festzustellen. (Dabei sei ganz davon abgesehen, ob es überhaupt berechtigt ist, aus den bei hohen, „unnatürlichen" Konzentrationen gewonnenen Ergebnissen Schlüsse auf die natürlichen Verhältnisse in der Pflanze, wo ja nur niedrige Auxinkonzentrationen vorkommen, zu ziehen);

3. kann es sehr wohl möglich sein, dasz der Lichteinfluss, der, wie wir oben sahen, darin besteht, dasz die belichteten Zylinder gegenüber unbelichteten weniger Auxin abgeben, beim Gebrauch höherer Konzentrationen weniger zum Ausdruck kommt, indem diese Differenzen dann im Verhältnis zur transportierten Gesamtauxinmenge relativ zu klein sind.

Der eben angegebene Versuchsmodus ergab nun, dasz selbst bei Verwendung von 40—80° starken Auxinkonzentrationen sowohl die belichteten als auch die unbelichteten Zylinder während 120 min soviel Auxin transportierten, dasz die Erkennung etwaiger Differenzen sehr schwierig war (Vers. 24/4/33).

TABELLE 8.

Längstransport des Auxins nach intensiver, 2-seitiger Beleuchtung.

Versuch vom 24.4.'33. Ausgangskonzentration = ± 80°.
Kohlebogenlampe. $CuSO_4$ 6 % (1 cm) + BG_4 (2 mm). ± 450 Erg/cm^2 sec.
Die oberen, Auxinhaltigen Würfelchen während 45 min auf den Zylindern.
Die Zylinder nacheinder nach 30, 45, 45 (und 60) min auf frische Würfelchen.

Untere Würfelchen der:					
belichteten Zylinder.	0— 60 min.	24 (1)	Reaktionspfl.	5.0°	Krümmung
„ „	60—120 „	24 (21)	„	16.5° ± 0.7	Krümmung
Kontroll- „	0— 60 „	11 (6)	„	4.5° ± 1.2	„
„ „	60—120 „	11 (10)	„	17.6° ± 1.3	„
Obere Würfelchen der:					
belichteten Zylinder.	0—45 „	16 (16)	„	26.7°	(Grenzwinkel)
Kontroll- „	0—45 „	11 (10)	„	26.5°	„

Versuch vom 25.4.'33.
Versuchsbedingungen wie beim vorhergehenden Versuch.
Beleuchtung während 45 min.

Untere Würfelchen der:

belichteten Zylinder.		0—30 min		Reaktionspfl.	keine	Krümmung
„	„	30—75 „	20 (9)	„	6.3° ± 1.0	Krümmung
„	„	75—120 „	20 (13)	„	12.0° ± 1.1	„
Kontroll-	„	0—30 „		„	keine	„
„	„	30—75 „	12 (3)	„	7.0° ± 0.6	„
„	„	75—120 „	12 (7)	„	7.6° ± 1.2	„

Obere Würfelchen der:

belichteten Zylinder.		0—45 „	10 (10)	„	25.3° ± 1.9	„
Kontroll-	„	0—45 „	11 (9)	„	24.3° ± 1.4	„

Versuch vom 27.4.'33.
Versuchsbedingungen wie beim vorhergehenden Versuch.

Untere Würfelchen der:

belichteten Zylinder.		0—30 min		Reaktionspfl.	keine	Krümmung
„	„	30—75 „	16 (12)	„	7.5° ± 1.0	Krümmung
„	„	75—120 „	16 (9)	„	8.5° ± 1.3	„
Kontroll-	„	0—30 „		„	keine	„
„	„	30—75 „	12 (12)	„	13.7° ± 1.5	„
„	„	75—120 „	12 (9)	„	10.1° ± 0.9	„

Obere Würfelchen der:

belichteten Zylinder.		0—45 „	12 (10)	„	17.8° ± 1.4	„
Kontroll-	„	0—45 „	12 (11)	„	17.1° ± 0.7	„

Ich variierte daher den Versuch nochmals, indem ich die basalen Auxinwürfelchen nach einiger Zeit durch neue ersetzte. Ich ging dabei so vor, dasz ich die basalen Würfelchen zuerst nach 30 min (Auxinabgabe der Zyl. von 0—30 min), dann nach 75 min (Abgabe der Zyl. von 30—75 min) und schlieszlich nach 120 min (Abgabe von 75—120 min) wechselte.

Selbst dann schwankten die Resultate zu viel, obwohl auch hier im Vergleich zu den Kontrollen eine Transportverringerung auftrat. Deshalb sind schlieszlich die Zylinder *vorher* beleuchtet und dann erst mit Auxin versehen worden.

Während der Beleuchtung stehen sie schon auf Agar, um eventuell anwesenden Auxinmengen noch Gelegenheit zu bieten, abzuwandern. Diese Agarwürfelchen sind aber in Tab. 8 und 9 nicht weiter berücksichtigt worden.

TABELLE 9

Längstransport des Auxins nach intensiver 2-seitiger Beleuchtung.

Versuch vom 28.4.'33.
Ausgangskonzentration = ± 78°.
Kohlebogenlampe + $CuSO_4$ 6 % (5 cm) + BG_4 (2 mm). J. ± 450 Erg/cm² sec.
Die oberen, auxinhaltigen Würfelchen während 45 min auf den Zylindern.
Die Zylinder nacheinander nach 30, 45, 45 (und 60) min auf frische Würfelchen.
Die Zahlen zwischen Klammern geben die Zahl der gekrümmten Reaktionspflanzen an.

Untere Würfelchen der:

belichteten	Zylinder.	0— 30	min		Reaktionspfl.	keine Krümmung
„	„	30— 75	„	17 (13)	„	14.4° ± 0.9 Krümmung
„	„	75—120	„	17 (14)	„	11.9° ± 0.7 „
Kontroll-	„	0— 30	„		„	keine „
„	„	30— 75	„	12 (12)	„	16.8° ± 1.6 „
„	„	75—120	„	12 (11)	„	10.8° ± 0.6 „

Obere Würfelchen der:

belichteten	Zylinder.	0—45	„	12 (10)	„	14.5° ± 1.4 „
Kontroll-	„	0—45	„	12 (12)	„	15.6° ± 1.0 „

Versuch vom 29.4.'33.
Ausgangskonzentration = ± 50°.
Versuchsbedingungen wie beim vorhergehenden Versuch.

Untere Würfelchen der:

belichteten	Zylinder.	0— 30	min		Reaktionspfl.	keine Krümmung
„	„	30— 75	„	11 (10)	„	10.0° ± 1.0 Krümmung
„	„	75—120	„	11 (5)	„	6.0° ± 0.4 „
„	„	120—180	„	11 (0)	„	keine „
Kontroll-	„	0— 30	„		„	„ „
„	„	30— 75	„	11 (9)	„	11.2° ± 0.7 „
„	„	75—120	„	11 (10)	„	10.1° ± 0.9 „
„	„	120—180	„	11 (3)	„	8.0° ± 0.7 „

Obere Würfelchen der:

belichteten	Zylinder.	0—45	„	11 (10)	„	7.4° ± 0.03 „
Kontroll-	„	0—45	„	10 (9)	„	13.1° ± 1.5 „

Nimmt man nun an, dasz das Licht physiko-chemische Aenderungen in den Zellen hervorruft, dann muss sich eine eventuelle Aenderung des Transportweges schon vor Beginn des eigentlichen Transportversuchs eingestellt haben. Bei der zuvor beschriebenen Methode hatte dagegen das Auxin stets schon etwa die Hälfte des Weges zurückgelegt, bevor die Beleuchtung ihren Einfluss ausüben konnte.

Tabelle 9 zeigt die nunmehr erhaltenen Resultate.

In der ersten Serie (0—30 min) fand ich weder bei belichteten noch unbelichteten Zylindern Auxin. Das ist begreiflich, denn es dauert wenigstens 30 min, bis das Auxin einen Weg von 5—8 mm in der Pflanze zurückgelegt hat.

Von der 2. *Serie* (30—75 min) wiesen die Blöckchen von den *unbelichteten Zylindern* relativ *mehr Auxin* auf als die entsprechenden Blöckchen der 3. *Serie* (75—120 min). Bei Serie 2 und 3 der Blöckchen von den belichteten Zylindern war gerade das Umgekehrte der Fall: die belichteten Zylinder gaben von 30—75 min relativ weniger Auxin ab als von 75—120 min. (S. auch Tab. 8, Vers. 25/4/33; besonders 27/4/33).

Dieses verschiedene Verhalten der belichteten Zylinder gegenüber unbelichteten wäre sicherlich unbeobachtet geblieben, wenn ich summarisch von 30—120 min das abgegebene Auxin in nur je einem Blöckchen aufgefangen hätte. Es bedeutet, dass das Licht die Transportintensität etwas herabsetzt.

Dies lässt auch die anscheinend abweichenden, bei Raphanus-Hypokotylen erhaltenen Resultate van Overbeeks (1932) verstehen.

Die Auxinmenge, welche in der Zeiteinheit den unteren Querschnitt der belichteten Zylinder passiert, ist also kleiner als bei den unbelichteten Kontrollen. Nach der Definition (s. S. 829) kann man daher sagen, dasz die absolute Transportintensität bei Belichtung abnimmt. Es

ist nicht anzunehmen, dasz hierbei die Abnahme der Konzentration (infolge erhöhten Verbrauchs) eine Rolle spielt, weil erst eine wesentlich höheren Konzentration, als ich in meinem Versuch gebraucht habe, den Auxintransport zu beeinflussen beginnt (siehe S. 831).

Auch habe ich versucht, ob sich grosse Unterschiede ergaben, wenn Zylinder, apikal allseitig mit Auxin versehen, so beleuchtet wurden, dass das Licht entweder senkrecht von oben, also in der Richtung des Auxintransports, oder senkrecht von unten, also der Auxintransportrichtung entgegengesetzt einfällt. Aus der Tabelle 10 ist ersichtlich, dass praktisch kein Unterschied festzustellen ist. Auf S. 890 komme ich hierauf noch näher zurück.

TABELLE 10.

Auxin-Längstransport während vertikaler Beleuchtung.

Versuch vom 17.2.'33.
Belichtung während 90 min. Auxin (± 70°) während derselben Zeit auf den Zylindern.
Kohlebogenlampe „weisses" Licht. ± 350 Erg/cm².

Untere Würfelchen der:

von oben beleuchteten Zylinder.	10 (7)	Reaktionspfl.	16.3° ± 1.4	Krümmung
„ unten „	„	12 (10)	„	15.7° ± 1.6	„
Kontroll	„	11 (9)	„	14.1° ± 1.6	„
Obere Würfelchen der	„	36	„	keine	„

2. Versuch 17.2.'33.
Versuchsbedingungen wie beim horvorgehenden Versuch.

Untere Würfelchen der:

von oben beleuchteten Zylinder		12 (11)	Reaktionspfl.	20.0° ± 1.9	Krümmung
„ unten „	„	12 (10)	„	20.0° ± 1.3	„
Kontroll	„	12 (11)	„	23.0° ± 0.9	„
Obere Würfelchen der	„	36	„	keine	„

c. Einfluss des Lichtes auf die Auxin-Reaktion.

Wenn das Licht die Reaktionsfähigkeit der Zellen auf Auxin beeinflusst, so kann es das u.a. in der Weise tun,

dasz die durch eine gewisse Auxinmenge im Dunkeln verursachte Dehnbarkeitserhöhung der Zellen unter der Lichteinwirkung verringert wird.

Zur Untersuchung dieses Einflusses kann man die von De Haas (1928), Söding (1931, S. 128) und Heyn (1931, S. 158) beschriebene Zug- oder Dehnmethode oder auch die von Heyn-Van Overbeek (1931) benutzte Methode verwenden. Ich gebrauchte die letztere, bei der die Durchbiegung von einseitig belasteten Koleoptilen unter Variation der äusseren Bedingungen gemessen wird. Im einzelnen verfuhr ich folgendermaszen:

Zylinder von 20 mm Länge werden apikal mit Auxin versehen und eine Std. im Dunkeln stehen gelassen. Das Primärblatt ist zuvor entfernt worden.

Nunmehr wird ein Teil zweiseitig mit 4360 Å (J = 300 Erg/cm^2 sec) beleuchtet. Darauf werden die Zylinder auf Nadeln, die aus einer Holzleiste hervorragen, aufgesteckt und horizontal gesetzt. Schlieslich werden sie am Ende jeweils mit Reiterchen von 1 g Gewicht belastet.

Gleich nach der Belastung und zum 2ten Mal am Ende des Versuches wird auf *dasselbe* photographische Kopierpapier ein Schattenbild gemacht, und zwar derart, dasz die aufgespiesste Basis der Zylinder bei beiden Aufnahmen auf der Kopie auf dieselbe Stelle zu liegen kommt.

Tabelle 11 zeigt das Resultat: es ist ersichtlich, dasz das hier benutzte intensive Licht sowohl die reversible als auch die irreversible Biegung verringert (s. auch S. 898).

Versuche, bei denen die Lichtintensität nur 40 Erg/cm^2 sec betrug, ergaben gegenüber unbelichteten Kontrollen keine nennenswerten Unterschiede. Ueber den Einfluss anderer Wellenlängen siehe man S. 897 nach.

Ein Fehler kann bei diesen Versuchen dadurch entstehen, dasz während der Horizontallage das Auxin infolge der Einwirkung des Geotropismus (vgl. Dolk 1930), dessen

TABELLE 11.

Einfluss des intensiven blauen Lichtes auf die Zellstreckung.

Versuch vom 5.2.'33.
Temperatur: 22° C. Zylinderlänge = 20 mm. ± 100° Auxin während 75 min aufgesetzt.
Belichtet: 15 min mit 4360 Å, J = 400 Erg/cm² sek. Belastet mit 1 g.
Anzahl der Reaktionspflanzen 10/Serie.

	Unbelichtet			*Belichtet*		
	Gesamte Biegung	Irrevers. Beigung	Revers. Biegung	Gesamte Biegung	Irrevers. Biegung	Revers. Biegung
Nach 60 min.	12.7 ± 0.9	8.1 ± 0.8	4.6 ± 0.4	10.7 ± 1.4	6.3 ± 0.9	4.4 ± 0.5

Versuch vom 6.3.'33.
Versuchsbedingungen wie beim vorhergehenden Versuch.
Auxin während 120 min aufgesetzt. Dann zum 2. Male dekapitiert.
Belichtet: 60 min mit 4360 Å, J = 300 Erg/cm² sek.
Anzahl der Reaktionspflanzen 18—20/Serie.

	Unbelichtet			*Belichtet*		
	Gesamte Biegung	Irrevers. Biegung	Revers. Biegung	Gesamte Biegung	Irrevers. Biegung	Revers. Biegung
Nach 90 min.	12.7 ± 0.8	6.8 ± 0.6	5.9 ± 0.1	10.5 ± 0.9	7.5 ± 0.8	3.1 ± 0.02
„ 180 „	27.1 ± 1.8	15.1 ± 1.2	12.0 ± 1.3	13.8 ± 0.8	9.0 ± 0.7	4.5 ± 0.6

Reaktionszeit ja nur 30 min beträgt, nach der Unterseite zu strömt. Infolgedessen kann an der Oberseite Auxinmangel eintreten, der dann womöglich eine geringere Dehnbarkeit vortäuscht, als in Wirklichkeit der Fall wäre.

Ich glaubte, diesen eventuell möglichen Fehler vernachlässigen zu dürfen, weil es einen Versuch gibt, dessen Resultat es unwesentlich erscheinen lässt, ob die horizontal liegende Koleoptile an der oben liegenden, oder an der unten liegenden Seite das Auxin empfängt. Versieht man nämlich solche Koleoptilen in horizontaler Stellung mit Auxin, so bleibt die resultierende Wuchsstoff-Krümmung nach oben oder unten gleich grosz, einerlei ob das Auxin einseitig dem unteren oder dem oberen Teil der apikalen Schnittfläche zugefügt worden war.

5. Der Phototropismus der Avena-Koleoptile.

Wenn wir vom Standpunkt der Auxintheorie ausgehen, haben wir es, entsprechend dem auf S. 863 Gesagten, auch beim Phototropismus u. a. mit dem Einfluss des Lichtes:

1. auf die Auxinabgabe,
2. auf den Auxintransport,
3. auf die Reaktionsfähigkeit der Zellen auf Auxin zu tun.

Nur hat man nun damit zu rechnen, dass man jetzt, über den Querschnitt der Koleoptile aus gesehen, nicht mehr eine gleichmäszige Wirkung des Lichtes, sondern vielmehr eine ungleichmäszige, auf der beleuchteten Seite stärkere Beeinflussung durch das Licht vor sich hat.

§ 1. *Spektrale Empfindlichkeitskurve der Avena-Koleoptile.*

Eine gewisse Aehnlichkeit mit den auf S. 854 ff. besprochenen Versuchen ergibt sich bei Untersuchtung der phototropischen Energieschwelle in Abhängigkeit von der Wellenlänge. Die nachfolgende „Empfindlichkeitskurve" zeigt das Resultat meiner diesbezüglichen Versuche (vgl.

auch Nuernbergk-Du Buy 1930, S. 492 ff.). Genauer will ich auf die mit der „Empfindlichkeit" zusammengehörenden Fragen erst auf S. 911 eingehen. Hier sei nur bemerkt, dasz man aus der Kurve, Abb. 16 ersehen kann, dasz das Maximum der phototropischen Empfindlichkeit der Avenakoleoptile bei etwa 4650 Å liegt.

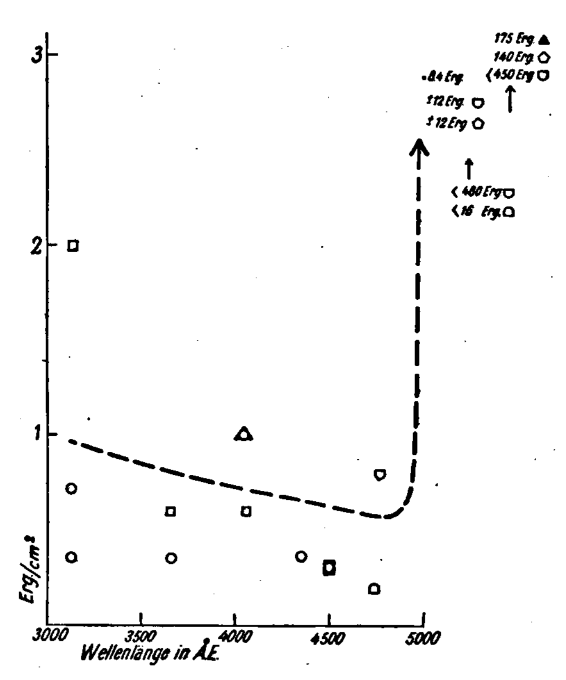


Abb. 16. Spektrale Empfindlichkeitskurve der Avena-Koleoptile. Die verschiedenen Zeichen geben verschiedene Versuchsserien an. Rechts sind die auszerhalb der Abb. liegenden Werte angegeben.

Von diesem Punkt ab sinkt die Empfindlichkeit nach beiden Seiten hin ab, und zwar nach der langwelligen Seite wesentlich stärker als nach der kurzwelligen. Die Kurve zeigt also eine gewisse Uebereinstimmung mit der von Blaauw (1909, Tab. 23) gegebenen, gleichzeitig weist

sie darauf hin, dasz das von Bachmann-Bergann (1930, S. 753) angenommene Vorhandensein zweier Empfindlichkeitsmaxima bei 4650 Å und 4350 Å nicht ausgesprochen sein kann.

Die verschiedenen Krümmungstypen.

Als erster hat Pringsheim (1909, S. 428ff.) bei den phototropischen Krümmungen der Avena-Koleoptile eine 2. + Krümmung beobachtet, jedoch diese noch nicht scharf von der 1. + Krümmung unterschieden. Blaauw (1909, S. 312) untersuchte dann genauer bei Avena das bereits von Wiesner (1878, S. 180) studierte Phänomen, dasz bei gröszeren Lichtmengen mit höherer Intensität die Stärke der Krümmung nicht mehr zu-, sondern wieder abnimmt. Blaauw verglich diese phototropische „Ueberbelichtung" treffend mit der Solarisation der photographischen Platte. Es gelang aber Blaauw noch nicht, eine negative Reaktion bei der Koleoptile nachzuweisen, vielmehr erzielte er im besten Fall nur Indifferenzstadien. Oltmanns (1897, S. 16) hatte wohl bei Hordeum-Koleoptilen negative Krümmungen beobachtet, aber diese sonst nicht weiter untersucht. Dann hat Arisz (1915, S. 84) festgestellt, dasz sowohl für die 1. + Krümmung als auch für die bei erhöhten Lichtmengen auftretende negative Krümmung die Produktregel (Reizmengengesetz) Gültigkeit hat.

Nach Du Buy-Nuernbergk (1929, S. 813), ergänzt durch weitere Versuchsdaten kann man nun bei der Avena-Koleoptile nicht nur 2 positiv phototropische Krümmungen unterscheiden, sondern vielmehr 3 verschiedene Arten von + Krümmungen, 2 Indifferenzstadien und 2 negative Krümmungstypen.

Geht man von der minimalen Lichtmenge, auf die eben noch eine makroskopisch sichtbare Reaktion erfolgt, aus, so haben wir vor uns die Energieschwelle (auch wohl Reizschwelle genannt). Bei zunehmender Lichtmenge be-

kommt man dann weiter zunächst die 1. + Krümmung Dieser folgt — wir nehmen immer an, dasz die Lichtmengen stufenweise erhöht werden, und für jeden Versuch neue Pflanzen gebraucht werden — die negative Krümmung. Auf die negative Krümmung folgt dann das 1. Indifferenzstadium, darauf die 2. + Krümmung, alsdann das 2. Indifferenzstadium und schlieszlich die 3. + Krümmung. Diese 3. + Krümmung ist der 2. + Krümmung nach Arisz (1915) gleichzusetzen.

Von der Auxintheorie aus gesehen, weisen die am meisten charakteristischen Unterschiede die 1. + Krümmung und die 3. + Krümmung auf. Diese beiden Krümmungstypen lassen sich in Bezug auf die Rolle, die das Auxin bei ihnen spielt, recht gut analysieren. Schwieriger liegt die Sache bei den übrigen Krümmungstypen bzw. den Indifferenzen, die gewissermaszen Intermediärstadien zwischen den beiden Extremen, 1. und 3. + Krümmung bilden.

Ich beginne meine Analyse mit der 1. + Krümmung; die Energieschwelle und die damit zusammenhängende „Lichtempfindlichkeit" der Pflanze will ich erst später, auf S. 905 ff. behandeln.

§ 2. *Die erste positive Krümmung.*

Eine 1. + Krümmung tritt bei Lichtmengen auf, die wegen ihrer Schwäche, *allseitig* gegeben, noch keine analysierbare Aenderungen in der Auxinproduktion, -transport oder -reaktion (siehe S. 865 ff.) aufweisen.

Du Buy-Nuernbergk (1929, S. 814) haben zuerst genauer festgestellt, wie der Wachstumsverlauf bei einer 1. + Krümmung ist. Aus ihren Untersuchungen ergab sich, dasz das Totalwachstum der Pflanzen *dasselbe* blieb, und dasz die 1. + Krümmung zustande kam, indem das Wachstum der unbelichteten Seite genau um denselben Betrag zunahm, um den es auf der belichteten Seite abnahm.

Es fragt sich, wie das zu erklären ist. Aus dem vorhergehenden Abschnitt ergab sich, dasz das Licht einwirken kann:

1. auf die Auxinproduktion,
2. den Auxintransport,
3. die Reaktion der Zellen auf das Auxin.

Man könnte zunächst annehmen, dasz die Auxinproduktion auf der Lichtseite verringert, auf der Schattenseite aber erhöht wird. Wie wir aber schon auf S. 869 sahen, ist diese Annahme oder ihr Gegenteil experimentell z.Z. noch nicht beweisbar, im übrigen ist sie aber aus anderen Gründen kaum wahrscheinlich. Es spricht gegen sie, dasz das Gesamtwachstum während der 1. + Krümmung praktisch konstant bleibt und dasz man bei allseitiger Belichtung mit Hilfe der Auxinanalyse keine Abnahme der Auxinabgabe aus 2 mm langen Spitzen nachweisen kann. [1])

Ebensowenig wahrscheinlich ist es, dasz das Licht bei der 1. + Krümmung auf die Reaktionsfähigkeit der Zellen auf Auxin einwirkt. Die 1. + Krümmung erhält man nämlich sehr schön, wenn ausschlieszlich die Spitze beleuchtet wird. Z.B. Pflanzen, welche während 0,5 sec mit 8 Erg/cm^2 sec mit 4360 Å nur an der Spitze beleuchtet wurden, ergeben eine kräftige Krümmung. Bei diesem Versuch befinden sich aber die wachsenden, d.h. auf das Auxin reagierenden Zellen im Dunkeln. Man

[1]) Da der Lichtabfall in der Spitze bei achsennormaler, blauer Beleuchtung nach Nuernbergk (1927, S. 96 ff.) maximal nur etwa 2-2,5 beträgt, so müsste, wenn die These von der verschiedenen Auxinproduktion an Licht- und Schattenseite richtig wäre, bei Belichtung mit ca 4 Erg/ cm^2 sec (siehe S. 912) mehr Auxin produziert werden als bei Belichtung mit 1,6-2 Erg/ cm^2 sec Nach allem, was wir von den Beziehungen zwischen Lichtmenge und Auxinproduktion wissen, ist es ganz ausgeschlossen, dasz derartig kleine Lichtunterschiede die Produktion irgendwie verändern.

könnte daran denken, dasz durch die Streuung Licht zu den reagierenden Zellen gelangt, doch kann dessen Intensität (s. weiter unten) nur auszerordentlich gering sein, wo ja schon die Beleuchtung der Spitze mit geringer Lichtmenge erfolgt. Das zu den wachsenden Zellen kommende Licht würde in unserem Fall schwächer als das für die Energieschwelle benötigte Licht sein.

Eine Berechnung lässt diesen Schluss zu:

Beleuchtet man mit 0,5 sec × 8 Erg/cm² = 4 Erg/cm² sec, so fallen auf den etwa 1 mm langen, lichtempfindlichsten Teil der Spitze insgesamt 0,03 Erg/sec, wenn die Grösze seiner Projektion, reichlich gerechnet, 0,75 mm² misst (s. Du Buy-Nuernbergk 1930, S. 555). Nun kann man aus den von Nuernbergk (1927 S. 96 ff.) gegebenen Werten für die Streuung einen mittleren Absorptionskoeffizienten von 3,5—4 ermitteln. Daraus ergibt sich, dasz bei 0,5 mm Weglänge der Streuung die Lichtintensität nur noch 13,5—17,4 % der ursprünglichen beträgt. Ich nehme an, dasz dieser Wert weiterhin mit Vergröszerung der Weglänge nur linear sinkt und bekomme also für 5 mm Weglänge eine Intensität, die ca. 1,4—1,7 % der ursprünglichen ist. Hieraus ergibt sich weiterhin, dasz bei Spitzenbeleuchtung in 1 mm Breite mit 4 Erg/cm² sec die in 5 mm Entfernung befindliche wachsende Zone nur noch 0,05—0,07 Erg/cm²sec bzw. absolut gerechnet: 0,0004—0,0005 Erg/sec erhält. Dieser Betrag liegt aber weit unterhalb der Energieschwelle, die für 4360 Å ca. 0,3—0,4 Erg/cm² sec beträgt.

Man muss hinsichtlich des durch Streuung zur wachsenden Zone gelangenden Lichtes auch in Betracht ziehen, dasz bei der Streuung die anfangs vorhandenen Lichtunterschiede an Licht- und Schattenseite mehr oder weniger verwischt werden, (genau sind sie wegen der komplizierten Form des Spitzenteiles der Koleoptile wohl nicht zu berechnen), sodasz, wenn schon ein Einfluss auf die Reak-

tionsfähigkeit stattfindet, dieser auf beiden Seiten der Koleoptile praktisch sehr wenig verschieden ist.

Dasz natürlich bei sehr *starker alleiniger* Spitzenbeleuchtung das durch Streuung zu den wachsenden Zellen kommende Licht dort sehr wohl einen Einfluss auszuüben vermag, werden wir später (S. 902) noch genauer sehen. Von noch grösserer Bedeutung ist der umgekehrte Fall: Beleuchtung der Basis, Lichtstreuung nach der Spitze hin. Bei dieser Versuchsanstellung muss man fast immer den Einfluss des durch Streuung zur Spitze gelangenden Lichtes auf die Reaktion in Betracht ziehen.

Folgender Versuch möge diese Tatsache verdeutlichen: 2 nebeneinander stehende Koleoptilen werden in Richtung ihrer Verbindungslinie einseitig basal beleuchtet. Nach einiger Zeit zeigt die dem Lichte am nächsten stehende Pflanze eine „negative", die andere eine „positive" Krümmung. Die belichteten Partien der beiden Koleoptilen wirken als kleine sekundäre Lichtquellen gegenseitig auf die Pflanzen ein.

Vielleicht gibt dieser Versuch auch eine Erklärung für die Befunde mancher Autoren, die z.B. bei Belichtung im prismatischen Spektrum noch diejenigen Pflanzen sich krümmen sahen, die Licht solcher Wellenlängen empfingen, für die sie in Wirklichkeit schon unempfindlich waren. (Vgl. dazu die von Wiesner (1878, S. 155 ff.) zitierte „laterale Flexion").

Ich selbst habe daher bei den Versuchen über die spektrale Empfindlichkeit der Koleoptile (s. S. 881) jedesmal nur eine einzelne Pflanze belichtet.

Wenn also für die Erklärung der 1. + Krümmung der Einfluss des Lichtes auf die Auxinproduktion und die Reaktionsfähigkeit der Zellen nicht in Frage kommt, so bleibt noch die 3. Möglichkeit übrig: durch das Licht wird der Auxintransport beeinflusst.

Dasz das Licht den Auxintransport beeinflussen kann,

ergibt sich schon aus den Angaben von F. W. Went (1928, S. 100), der bei einseitig beleuchteten Spitzen das Auxin gesondert auf Licht- und Schattenseite auffing. Ich habe diese, die 2. + Krümmung betreffenden Versuche schon auf S. 865 erwähnt.

Went beobachtete bei den Lichtmengen, die zur Untersuchung des Auxintransportes gebraucht wurden, auch eine Verringerung der abgegebenen Auxinmengen gegenüber Dunkelkontrollen, und zwar in Uebereinstimmung mit der sich aus vergleichenden Wachstumsversuchen ergebenden Wachstumsabnahme (F. W. Went, 1926). Er hatte also einen komplizierteren Fall vor sich, wo das Licht nicht nur eine Aenderung der Transportrichtung, sondern auch eine Verhinderung der Auxinabgabe, sei es durch Verringerung der Produktion, oder auch durch Erhöhung des Transportwiderstandes bewirkte.

TABELLE 12.

1. *positive Krümmung. Quertransport in der Spitze.*

Versuch vom 28.9.'32. $I \times t = 8 - 34$ Erg/cm² sec.

Die Zahlen zwischen Klammern geben die Zahl der gekrümmten Reaktionspflanzen an. ½ Spitze/Würfel während 90 min.

Würfelchen der:				
belichteten Seite der Spitzen.	24 (22)	Reaktionspfl.	10.2° ± 1.2	Krümmung
lichtabgew. „ „ „	24 (23)	„	13.9° ± 0.7	„
beider Seiten der Kontroll-Spitzen: jede............	12 (10)	„	14.4° ± 1.3	„

2.4.'33.

Versuchsbedingungen wie beim vorhergehenden Versuch.

Würfelchen der:				
belichtete Seiten der Spitzen.	15 (13)	Reaktionspfl.	9.8° ± 0.9	„
lichtabgew. „ „ „	16 (14)	„	12.1° ± 0.6	„
einen Seite der Kontroll „	15 (12)	„	9.4° ± 0.5	„
anderen „ „ „ „	15 (13)	„	9.8° ± 0.7	„

Ich habe zur Bestätigung der Ansicht, dasz bei der 1. + Krümmung lediglich eine Aenderung der Transport-

richtung des Auxins vom Lichte verursacht wird, folgenden Versuch gemacht: Tab. 12.

Die Spitzen wurden während 0,5—2 sec mit 4360 Å, $J \times t = 8$—34 Erg/ cm² sec, einseitig beleuchtet. Dieses ist eine Lichtmenge, welche bei intakten Pflanzen, wie wir sahen, eine deutliche 1. + Krümmung verursacht. Gegenüber Dunkelkontrollen liesz die von den belichteten Spitzen abgesonderte Totalmenge Auxin jedenfalls *keine* Verringerung sehen. Bei einem Teil der Spitzen fing ich das Auxin gesondert an Licht- und Schattenseite auf. Es stellte sich heraus, dasz unter Berücksichtigung der Fehlerquellen, die bei diesem Versuchsmodus vorhanden sind, auch diese Experimente den Schluss zulassen, der bereits aus der zonalen Wachstumsmessung einer kinematographisch aufgenommenen 1. + Krümmung gezogen worden ist: die Gesamtmenge Auxin, welche von mit etwa 20 Erg/cm² sec einseitig beleuchteten Spitzen abgegeben wird, ist dieselbe wie bei unbeleuchteten Spitzen (Tab. 12).

Wir können aber noch genauer präzisieren, indem wir auf das auf S. 869 gegebene Schema der verschiedenen Transportarten zurückgreifen. Da keine ausgesprochene Verringerung der Totalmenge gefunden wurde, kann der Längstransport praktisch nicht behindert worden sein.

Da andererseits die Änderung der Transportrichtung bereits im Spitzenabschnitt geschieht, kommt nur eine Lichtbeeinflussung des Quertransportes in der Spitze in Frage.

Wie kommt nun solch ein Quertransport zustande? 2 Möglichkeiten sind vorhanden:

1. das Auxin wird irgendwie durch die lichtabgewandte Seite angezogen,
2. in dem Transportweg der lichtzugewandten Seite treten gewisse Widerstände auf.

(Eine dritte Möglichkeit, dasz nämlich das Auxin durch

den Lichtdruck in der Koleoptile verschoben wird, muss wegen der Gröszenordnung der daran beteiligten Faktoren abgelehnt werden.) (vgl. Bremekamp 1918, S. 134).

Ad 1. Da die Totalmenge Auxin, die bei einseitiger Belichtung produziert wird, im Vergleich zu Dunkelkontrollen gleich bleibt, so muss dasjenige Auxin, das an der Lichtseite produziert wird, in der gleichen Zeit auf dem Wege zur Schattenseite einen gröszeren Abstand zurücklegen als das direkt an der Schattenseite erzeugte Auxin. Wenn das nach der 1. Möglichkeit vorgehen würde, müsste sich das in einem Versuch äussern, wobei man senkrecht stehende Koleoptilzylinder, durch die von oben nach unten Auxin transportiert wird, in ihrer Längsrichtung beleuchtet, (sofern man annehmen darf, dass der Einfluss des Lichtes in der Längs- mit dem der Querrichtung identisch ist). Beleuchtet man sie z.B. senkrecht von oben, so müsste in der Zeiteinheit mehr Auxin im Basiswürfelchen ankommen als bei umgekehrter Beleuchtung.

Meine hierüber angestellten Versuche (s. Tab. 10, S. 877) zeigten, wie daselbst klargelegt wurde, dasz bei der angegebenen Versuchsanordnung keine Beschleunigung des Transportes durch das Licht zu konstatieren ist. Man kann höchstens annehmen, dasz die Unterschiede innerhalb der Fehlergrenze der Methode fallen.

Ad 2. Demgegenüber haben wir auf S. 875 gesehen, dasz bei anderer Versuchsanordnung in der Tat bei starker Beleuchtung Transportwiderstände beobachtet werden können, die eine Verringerung der in der Zeiteinheit transportierten Auxinmenge zur Folge haben.

Auch bei einer schwachen Beleuchtung wird wohl ein solcher Widerstand auftreten, äussert sich dann aber nicht mehr in einer Änderung der Transportintensität, sondern nur noch in einer Änderung der Transportrichtung. Hierin scheint ein Widerspruch zu liegen, der aber durch den folgenden Vergleich neutralisiert wird.

Schliesst man die Oeffnung eines Wasserhahnes, aus der ein Wasserstrahl strömt, seitlich ein wenig mit Hilfe eines gespannten Papierstreifens ab, so wird sofort der Wasserstrom, *ohne dasz sich die transportierte Wassermenge wahrnehmbar* ändert, aus seiner ursprünglichen Richtung abgelenkt, und zwar umso mehr, je tiefer die Papiermembran in den Strahl hineingedrückt wird. In dem Augenblick, wo das Papier den Strom total abschliessen würde, würde es vom Wasserstrom durchbrochen werden, aber auch dann würde sich praktisch die Wassermenge, die den Hahn in der Zeiteinheit verlassen hätte, nicht geändert haben. Dieses Beispiel will aber nichts anderes sagen, als dass der Widerstand, der zur Ablenkung eines strömenden Mediums notwendig ist, sehr viel kleiner ist als der Widerstand, der zu einer merkbaren Verringerung der Stromstärke erforderlich ist.

Dasselbe können wir nun analog auch für die Auxinablenkung in der Koleoptilspitze annehmen. Auch hier entsteht durch schwaches Licht ein gewisser Transportwiderstand, vornehmlich an der Lichtseite, der zwar nicht ausreichend ist, die Transportintensität wahrnehmbar zu verringern, aber doch dafür genügt, den Auxintransport in veränderter Richtung — nach der Schattenseite zu — sich abspielen zu lassen. Der Längstransport wird also nicht beeinflusst, sondern nur der Quertransport, sofern nur der „Konzentrationsdruck" des Auxins hoch genug ist.

Es ist natürlich notwendig, dasz der auf diese Weise erhöhten Transportintensität auf der Schattenseite nicht der wirksame Querschnitt der Transportbahnen (s. Du Buy-Nuernbergk 1932, S. 500) als „limiting factor" hindernd im Wege steht. Wäre das der Fall, so müsste die transportierte Totalmenge doch etwas sinken. Da wir derartiges aber nicht beobachten können, so ist anzunehmen, dasz in der Tat auch eine gröszere Auxinmenge ohne

Schwierigkeiten auf den Transportbahnen der Schattenseite weiter befördert werden kann.

Einen indirekten Beweis für die Auffassung, dasz der horizontale Transport bei der 1. + Krümmung infolge des Auftretens irgendwelcher Widerstände hervorgerufen wird, ergeben die Versuche Van Dillewijns (1927). Aus den Versuchen auf S. 341 (l. c.) geht nämlich hervor, dasz bei einer ca. 10-fach so groszen Lichtmenge, als für eine starke 1. + Krümmung nötig ist, schon eine Lichtwachstumsreaktion zu sehen ist. Da nun diese Lichtwachstumsreaktion auch schon wieder das abschliessende Glied eines ganzen Erscheinungskomplexes ist, der letzten Endes eine Wachstumsverringerung ergibt, so wird es nach dem beschriebenen Analogon von dem Wasserhahn einleuchtend sein, dasz eine ± 10-fach kleinere Energiemenge wenigstens eine Ablenkung des Auxins hervorrufen kann.

Bedenken wir weiter, dasz hierzu schon, 0,03 Erg/sec reichlich genügen, so muss diese Energie auf einen Rezeptor in der Zelle wirken, der sich in einem sehr labilen Gleichgewicht befindet. Eine kleine Änderung desselben muss dann schon eine Ablenkung des Auxinstromes verursachen können. Ob in Verbindung hiermit die Beeinflussung der Protoplasmaströmung durch das Licht steht, ist wohl wahrscheinlich aber noch nicht bewiesen. Es ist jedenfalls bemerkenswert, dasz nach den noch unveröffentlichten Daten von Bottelier, die er mir freundlichst zur Verfügung stellte, eine ähnliche Lichtmenge, welche eine 1. + Krümmung hervorruft, auch eine kurzdauernde, später wieder aufgehobene Verringerung der Protoplasmaströmung in den Koleoptilen veranlasst. Es kann sich dabei um eine Folge, aber ebensogut auch um eine Ursache der Auxinablenkung, oder schliesslich auch um einen damit parallel laufenden Prozess handeln, alles Fragen, die erst noch beantwortet werden müssen.

Fassen wir nun noch einmal die den Auxintransport

bei der l. + Krümmung betreffenden Vorgänge zusammen, so können wir sagen:

Bei einer l. + Krümmung bleibt die absolute Transportintensität, bezogen auf den ganzen Querschnitt der Koleoptile, die gleiche. Es ändert sich dagegen die spezifische Transportintensität der belichteten und unbelichteten Seite und zwar erhöht sie sich bei letzterer um ebenso viel, wie sie sich bei ersterer verringert.

F. W. Went (1928a, S. 483) gebrauchte für den eben beschriebenen Vorgang die Bezeichnung „Polaritätsänderung". Für das Wort „Auxinverteilung" wird neuerdings auch wohl der Ausdruck „Auxindistribution" verwendet. Obwohl an sich nichts gegen den Gebrauch dieser Wörter gesagt werden kann, so ist doch darauf aufmerksam zu machen, dasz beide Begriffe — ebenso wie auch der koordinierte Begriff „Auxinabgabe" — gegenüber dem Begriff „Erhöhung des Transportwiderstandes" eine superordinierte Stellung einnehmen. Wir sahen schon auf S. 869 dasz eine Änderung der Auxinabgabe erfolgen kann:

1. durch Änderung der Auxinproduktion,
2. durch Änderung des Transportes auf dem Weg von der Produktionsstelle zu der Abgabestelle.

Ebenso kann eine Änderung der Auxinverteilung erfolgen:

1. durch örtlich ungleiche Auxinproduktion,
2. durch örtlich ungleichen Transport.

Dagegen lässt der subordinierte Begriff: „Änderung des Transportwiderstandes" nicht zu, dasz man unter ihm auch die Vorstellung von einer örtlichen Änderung der Auxinproduktion versteht. (Theoretisch ist als Folge ungleichen Transportwiderstandes die letztere nach dem auf S. 825. Gesagten sehr wohl möglich, da ja eine mangelnde Abfuhrmöglichkeit für das Auxin das Gleichgewicht in der Gleichung Vorstadium $\longleftrightarrow$ Auxin nach links zu verschiebt.)

Der Begriff: „Änderung des Transportwiderstandes" bietet daher die Möglichkeit zu einer genaueren Analyse des Begriffes: Änderung der Auxinverteilung. Dieses ist deshalb wichtig, weil wir noch sehen werden, dasz auch in den mehr basalen Teilen der Pflanze durch örtliche Änderung der Transportwiderstände eine ungleiche Auxinverteilung zustandekommen kann. Hier findet aber keine Auxinproduktion mehr statt, infolgedessen hat der Begriff: „Auxinverteilung", angewandt auf diese Zone, weniger Modalitäten als derselbe Begriff, angewandt auf die Spitzenzone. Man tut daher wohl gut, beim Gebrauch des Wortes Auxinverteilung nach Möglichkeit näher anzugeben, was für Einzelprozesse darunter verstanden werden sollen.

§ 3. *Einfluss starken Lichtes auf den horizontalen Quertransport im Hohlteil der Zylinder. Dritte positive Krümmung.*

Bei den im folgenden besprochenen Versuchen wandte ich die Wellenlänge 4360 Å mit einer Intensität von 250—300 Erg/cm^2 sec an. Bei einer einseitigen Dauerbelichtung mit derartiger Energie zeigen normale Pflanzen eine positive Krümmung, welche nach etwa 120—150 min beginnt und erst allmählich stärker wird: die 3. *positive Krümmung*.

Die Analyse dieser Krümmung ist, mutatis mutandis, mit denselben Schwierigkeiten verbunden, die wir schon bei der Untersuchung des Auxin-Längstransportes im Hohlteil der Koleoptilen besprochen haben.

In den Anfangsversuchen setzte ich allseitig Auxin auf Zylinder, welche sich auf der von Dolk (1930, S. 29) beschriebenen Vorrichtung befanden, und fing die an der belichteten und unbelichteten Seite abgegebenen Auxinmengen gesondert auf. Die auf diese Weise erhaltenen Werte schwankten sehr (Vers. vom 14/4/32).

Dann verfuhr ich so, dasz die Zylinder rittlings auf ein Rasiermesserchen gesetzt wurden, das durch einen Korken gehalten wurde. Auch dann waren die Resultate noch sehr

variabel, vielleicht deshalb, weil das Paraffinum liquidum, welches das Rosten der Messerchen verhindern sollte — dieses in Wirklichkeit aber nicht verhinderte — die Diffusion begünstigte, oder der oxydierte Stahl irgendeinen Einfluss ausübte.

Die späteren Versuche wurden dann alle so ausgeführt, dasz in die basale Schnittfläche der Zylinder ein in der Längsmediane des Organs liegender Einschnitt von 1 mm Tiefe gemacht wurde, und zwar in Richtung der kurzen Achse des ellipsenförmigen Querschnittes. Dann kann man diese Zylinder auf vertikal durch einen Korken gehaltene Deckgläschen oder Glimmerplättchen (Mica!) setzen, wie es schon F. W. Went (1928, S. 101) getan hat.

Jeder Zylinder bekam dann an der Basis an Licht- und Schattenseite je ein Agarwürfelchen, welches nach Beendigung des Transportversuches gesondert auf seinen Wuchsstoffgehalt analysiert wurde. Die Abweichungen waren dann auch wohl noch grosz, aber man kann doch schon genauere Schlüsse ziehen.

Wurde nun der apikale Teil der Zylinder allseitig mit Wuchsstoff versehen, so waren die Resultate aber noch immer sehr schwankend. Um dem näher auf den Grund zu gehen, untersuchte ich, ob sich dekapitierte Pflanzen, die vorher allseitig mit Wuchsstoff versehen waren, in dem benutzten blauen Lichte krümmten. Dieses war nach einigen Stunden tatsächlich der Fall, und zwar fing die Krümmung noch gerade innerhalb der 2 Stunden an, innerhalb deren noch nicht die nach Dekapitation erneut einsetzende Auxinabgabe berücksichtigt zu werden braucht. Die Krümmungen waren aber dann noch so schwach, dasz es nicht wunderzunehmen war, wenn ich bei dem entsprechenden Transportversuch innerhalb 2 Std. so wenig charakteristische Unterschiede für die an Licht- und Schattenseite aufgefangene Auxinmenge auffinden konnte. Nach längerer Zeit aber bekommen die Krümmungen

einen erheblichen Ausmasz (± 90°; vgl. auch Seubert, 1925, S. 79).

Dieses, bei allseitigem Auxinaufsetzen resultierende Ergebnis ist übrigens leicht zu verstehen. Um eine Krümmung zu ergeben, muss das Auxin in dem hohlen Zylinder von der Licht nach der Schattenseite hin wandern. Nun weist aber schon die Tatsache, dass eine Krümmung durch einseitiges Wuchsstoffaufsetzen verursacht wird, darauf hin, dasz in dem Hohlteil der Koleoptile vorwiegend nur Längstransport stattfindet, und der Quertransport auf ein Minimum beschränkt ist. [1]) Sonst würde man dann wohl kaum eine Krümmung erhalten können. Dasz der Quertransport so behindert ist, ergibt sich aus den anatomischen Verhältnissen des Organs. Soll das Auxin, das etwa an der einen Schmalseite aufgesetzt ist, zur anderen Schmalseite transportiert werden, so muss es auf der dem Korn zugewandten Seite eine 4—5 Zellen dicke Schicht, auf der anderen Seite eine 4 Zellen dicke Schicht, also einen recht schmalen Weg passieren (vgl. Du Buy-Nuernbergk 1930, S. 553).

In der massiven Spitzenzone sind die Bahnen für den Quertransport viel breiter, dieser kann daher auch viel leichter stattfinden.

Wo es nun infolge der Regeneration der Auxinabgabe unbedingt nötig war, den Auxin-Quertransport im Hohlteil der Koleoptile bereits innerhalb 2er Versuchsstunden nachzuweisen, andererseits aber die Transportwiderstände so grosz sind, dasz bei allseitigem Aufsetzen von Auxin durch die angegebene Lichtintensität (200—400 Erg/cm² sec) noch kein genügend deutlicher Effekt innerhalb der 2 Stunden erzielt wird, so musste ein anderer Weg eingeschlagen werden. Ich kam gewissermaszen der Wirkung des Lichtes zu Hilfe, indem ich das Auxin nicht mehr

---

[1])Siehe über das dadurch bedingte Auftreten des Grenzwinkels S. 840.

allseitig, sondern in den folgenden Versuchen einseitig aufsetzte.

Die Zylinder wurden also apikal einseitig mit Auxin versehen und dann so beleuchtet, dasz das Licht entweder die oben das Auxinagarblöckchen tragende Seite oder die entgegengesetzte Seite traf. In dem ersten Fall wirkte mit dem Lichte konform der auch im Dunkeln stattfindende Quertransport, in dem 2ten Fall wirkte dieser dem Lichte entgegen.

TABELLE 13.

Quertransport im hohlen Zylinder bei einseitiger, starker Beleuchtung.

Versuch vom 21-4.'33.

Auxin vor der Belichtung einseitig aufgesetzt. Zylinderlänge = 7 mm. Auxin ± 40°/Würfel während 30 min.

Belichtet mit Kohlebogenlampe, Blau, $J = \approx 400$ Erg/cm^2 sec. während 60 min.

A. Auxinseite dem Lichte zugewandt.
B. Auxinfreie Seite dem Lichte zugewandt.

Die Zahlen zwischen Klammern geben die Zahl der gekrümmten Reaktionspflanzen an.

Untere Würfelchen der:					
A. belichteten Seite	mit Auxin	11 (5)	Reaktionspfl.	6.8° ± 0.7	Krümmung
A. unbelichteten „	ohne „	11 (3)	„	5.0° ± 0.6	„
B. belichteten Seite	ohne „	11 (3)	„	2.0° ± 1.0	„
B. unbelichteten „	mit „	10 (9)	„	6.2° ± 0.9	„
Kontrolle Auxinseite		9 (8)	„	7.0° ± 1.2	„
„ auxinfreie Seite.....		9 (0)		0°	
Obere Würfelchen der:					
Kontrolle und Versuchspfl. ...		9 (5)	„	4.6° ± 1.1	„

Wie bei dem Versuch, wo das Auxin allseitig aufgesetzt worden war, machte ich auch hier einen kontrollierenden Parallelversuch. Es wurden Pflanzen dekapitiert und einseitig mit Auxin versehen. Alsdann wurden sie auf der „Auxinseite" oder der entgegengesetzten Seite einseitig beleuchtet. Z.B. ergab einer dieser Versuche innerhalb 120

min dann folgendes Resultat (s. Tab. 13*a*). Bei beiden Pflanzenserien krümmt sich die mit Auxin beschickte Seite konvex, jedoch in dem Fall, wo das Licht konform wirkt, wo also die auxinfreie Seite Lichtseite ist, stärker als in dem anderen Fall.

TABELLE 13*a*.

1.4.'33. 20° Auxin, während 30 min einseitig aufgesetzt.

Belichtet mit der Kohlebogenlampe $\lambda = \approx 4360$ Å. $J = \approx 200$ Erg/cm² sec während 75 min. Darauf photographiert.

Die Zahlen zwischen Klammern geben die Zahl der gekrümmten Reaktionspflanzen an.

Der Krümmung entgegengesetzt belichtet.	16 (13)	Pfl.	17.0°	± 0.7	Krümmung
„ „ konform „	18 (15)	„	19.9°	± 1.5	„
Unbelichtet	9 (8)	„	20.0°	± 1.8	„

Aus diesem Parallelversuch ersieht man folgendes: Selbst sehr starkes blaues Licht vermag den Transportwiderstand auf der lichtzugewandten Seite noch nicht genügend zu erhöhen, um den auf dieser Seite erfolgenden Längstransport des Auxins nach der Schattenseite zu völlig abzulenken. Bei Belichtung der nicht mit Auxin versehenen Seite verhindert das Licht nur den sonst bei Wuchsstoffkrümmungen immer auch auf der wuchsstofffreien Seite erfolgenden, relativ kleinen Auxintransport (vgl. Du Buy-Nuernbergk 1930, S. 546).

Eine gewisse, durch die Erhöhung des Widerstandes für den Längstransport verursachte Beeinflussung des Quertransportes findet also in starkem blauen Lichte auch in dem hohlen Teil der Koleoptile statt, nur ist die Auswirkung auf die Krümmung nicht sehr erheblich.

Dieselben Versuche, wie ich sie eben beschrieben habe, führte ich auch unter Anwendung von schwacher einseitiger Beleuchtung mit 4360 Å und einer Energie von 8 Erg/cm² sec (Dauerbelichtung) aus.

Ferner machte ich auch Experimente, wo die Pflanzen mit starkem gelb-roten Licht der Kohlebogenlampe

(Filter: $CuSO_4$ 6 % (1 cm) + OG 2 (2 mm); J = ± 2000 Erg/cm² sec; oder $CuSO_4$ + RG 2 (2 mm)) während 40 min bestrahlt wurden. Da aber in allen diesen Fällen der Parallelversuch niemals irgendwelche Unterschiede in der Krümmungsstärke ergab, habe ich von einem direkten beiderseitigen Auffangen der Auxinmengen und deren Analyse abgesehen. Im übrigen ist das negative Resultat der mit schwachem blauen oder starkem gelbroten Licht ausgeführten Versuche vollkommen verständlich, wenn man bedenkt, dass selbst das Ergebnis der mit starker Blau-Beleuchtung vorgenommenen Versuche nur kleine Unterschiede zeigte.

§ 3a. *Einfluss von starkem blauen Licht auf das Reaktionsvermögen.*

Neben der Behinderung des Transportes durch das Licht spielt, wie wir sahen, bei den Lichtintensitäten, die die 3. + Krümmungen verursachen, vor allem der Lichteinfluss auf das Reaktionsvermögen der Zellen auf Auxin eine grosze Rolle (s. S. 879).

Um diesen Lichteinfluss bei einseitiger Beleuchtung zu studieren, lässt sich aber die auf den vorhergehenden Seiten beschriebene Methode, deren Essentielles die Abschwächung einer „Wuchsstoffkrümmung" durch das Licht ist, nicht benutzen. Bei ihr spielt ja der Auxintransport eine viel zu grosze Rolle. Viel geeigneter zur Untersuchung der Reaktionsfähigkeit ist die schon früher auf S. 878 beschriebene Biegungsmethode, die ich hier in genau derselben Weise, wie dort angegeben, gebrauchte.

Die Koleoptilzylinder wurden zunächst auf schwarzes, feuchtes Filtrierpapier, an dem sie infolge der Kohäsion der dünnen Wasserschicht fest anhaften, gelegt und dann vertikal stehend einseitig beleuchtet. Dann wurden sie

einseitig fixiert und horizontal gesetzt, wobei z.T. die ursprüngliche Lichtseite nach oben, zum Teil aber nach unten zu liegen kam.

Die Resultate entsprechen vollkommen den in Tab. 11 (siehe Seite 879) angegebenen Daten, d.h. eine deutliche Verringerung der Dehnbarkeit infolge der starken Lichtwirkung. Auffallend war es nur, dasz zwischen den beiden Serien (Lichtseite oben bzw. unten befindlich) kein Unterschied festzustellen war. Das erklärt sich aber wohl so, dasz der Lichtabfall in den Zylindern nicht grosz war, da vor dem Beginn des Versuches bei allen Pflanzen das Primärblatt entfernt worden war.

In Verbindung hiermit sei noch eine andere Tatsache erwähnt. Beleuchtet man dekapitierte Koleoptilen stark einseitig und versieht sie *nachher* allseitig mit auxinhaltigen Agarwürfelchen, so tritt *keine* Krümmung auf. Das weist darauf hin, dasz der Unterschied in der Aenderung des Reaktionsvermögens an der belichteten und unbelichteten Seite nicht grosz sein kann, jedenfalls dann nicht, sobald sehr starke Lichtintensitäten zur Anwendung gekommen sind. Ob es auch Lichtintensitäten gibt, bei denen zwar an der Lichtseite eine Aenderung des Reaktionsvermögens auftritt, an der Schattenseite aber infolge der dort durch den Lichtabfall bedingten geringeren Lichtstärke nicht, ist wohl aus logischen Gründen anzunehmen, doch habe ich die Sache nicht genauer untersucht.

Im groszen und ganzen scheint der Prozess der Aenderung des Reaktionsvermögens nach dem eben Gesagten eine steile Charakteristik zu haben und in Verbindung damit mehr passiver als aktiver Natur zu sein. Ich will damit sagen, dasz er eine sehr geringe quantitative Variabilität besitzt und während der Beleuchtung *selber nicht* zum Ausdruck kommt, sondern erst dann in Erscheinung tritt, wenn das Auxin seine die Dehnung fördernde Tätigkeit verrichten soll. Man kann ihn am besten mit einem vor-

zeitigen Altern der Zellwände gleichsetzen, und wahrscheinlich sind die physikalisch-chemischen Aenderungen, denen die Zellwände bei beiden Vorgängen unterliegen, einander mehr oder weniger gleich oder wenigstens ähnlich. Man weisz von vielen Stoffen, besonders von kolloidaler Natur, dasz sie bei starker Beleuchtung spröder werden (z.B. Kautschuk, Gelatine usw.), Wasser verlieren und einer Aenderung im physikalischen Bau ihrer Moleküle (Polymerisation usw.) unterliegen. Eine ähnliche Erklärung wäre auch für die Aenderung des Reaktionsvermögens der Zellwand durch das Licht möglich.

§ 4. *Vergleichende Betrachtung über die erste und dritte positive Krümmung.*

Der Uebersichtlichkeit wegen will ich hier einen Vergleich zwischen der typischen 1. und 3. + Krümmung ziehen, da diese beiden, wie wir schon früher hörten (S. 883) als Extreme am meisten auffallen.

Aus der Literatur sind 3 Unterschiede bekannt:

1. *die Reaktionszeiten.* Diese betragen nach Arisz (1915, S. 70) und Du Buy-Nuernbergk:
   für die 1. + Krümmung ± 25 min,
   „ „ 3. + Krümmung ± 55 min. (Hierbei sei bemerkt, dasz die Ariszsche 2. + Krümmung nach der Terminologie von Du Buy-Nuernbergk (1929, S. 813) eine 3. + Krümmung ist.)

2. *die Dauer der Krümmung.*

   Die 1. + Krümmung ist nach ± 3 Std. schon wieder infolge des entgegenwirkenden Geotropismus aufgehoben, es sei denn, dasz man klinostatiert; dann rückt aber die Krümmung weiter nach der Basis hin, und der apikale Teil der Pflanze wird wieder gerade.

   Die 3. + Krümmung dauert mindestens 6 Std.

3. *die für die Krümmungen benötigte Energiemenge, bzw. Intensität.*

Die 1. + Krümmung tritt bei Energiemengen auf, die für 4360 Å zwischen ± 0,25 Erg/cm² sec und circa 150 Erg/cm² sec liegen. Das Ausmasz der Krümmung ist abhängig von der Energiemenge, ist ihr aber nicht proportional. Hierauf komme ich später zu sprechen. Die 1. + Krümmung ist ferner weitgehend unabhängig von der Aenderung des Factors J in dem Produkte J × t.

Die 3. + Krümmung tritt nur oberhalb einer Energiemenge von ca. 3000 Erg/cm² sec für 4360 Å auf. Sie ist insofern abhängig von der Lichtintensität, als diese im Minimum etwa 20 Erg/cm² sec betragen muss.

Ad. 1. Da die 1. + Krümmung eine Folge der absoluten Auxindifferenz zwischen Licht- und Schattenseite ist, so ist die Reaktionszeit notwendigerweise diejenige Zeit, in welcher die Minimum-Wachstumsdifferenz zwischen beiden Seiten, die eine eben sichtbare Krümmung hervorbringt, erreicht wird. Das Erreichen dieser Minimum-Wachstumsdifferenz ist andererseits abhängig von der Intensität des Auxinquertransportes und abhängig von der Zeit, welche für den Transport der ungleichen Auxindifferenz nach den wachstumsfähigen Zellen erforderlich ist.

Die eine 1. + Krümmung hervorrufende Lichtmenge beeinflusst praktisch nur den Quertransport in der massiven Spitze. Von der Spitze zu den wachstumsfähigen Zellen sind es etwa 2—3 mm, welche bei einer Längs-Transportgeschwindigkeit von ± 10 mm/60 min vom Auxin innerhalb 12 min durchmessen werden. Die restlichen 12—15 min von der Reaktionszeit werden offenbar für die Einwirkung des Auxins auf die Verlängerung der Zellen benötigt.

Bei der Deutung der für die 3. + Krümmung notwendigen Reaktionszeit liegen verwickeltere Verhältnisse

vor. Hier lässt es aber die Struktur der Avenakoleoptile zu, die verschiedenen Einzelprozesse, die den Komplex der Krümmung ausmachen, auch an der intakten Pflanze zu untersuchen. Bei einer Spitzenbeleuchtung z.B. hat man es nur mit dem Einfluss des Lichtes auf die Auxinabgabe und dem Längs- und Quertransport zu tun. Bei einer Basisbeleuchtung dagegen kommt der Längs- und Quertransport in dem Hohlzylinder und der Einfluss des Lichtes auf die Reaktionsfähigkeit der Zellen in Frage. Eine Totalbeleuchtung ist deshalb der kompliziertere Fall.

Vergleichen wir Total- und Spitzenbeleuchtung miteinander, so sehen wir, dasz bei beiden Beleuchtungsmodi die Krümmung ungefähr zur gleichen Zeit anfängt. Bei Spitzenbeleuchtung wandert sie aber deutlich basalwärts, während sich bei Totalbeleuchtung beinahe die ganze Pflanze krümmt, wenn auch verhältnismäszig stärker an der Spitze. Das Ausmasz der Krümmungen bleibt bei beiden Modi ungefähr dasselbe, und nach etwa 6 Std. ist auch die an der Spitze beleuchtete Pflanze beinahe über ihre ganze Länge gekrümmt.

In Bezug auf das in den vorigen Abschnitten (S 893 ff.) Besprochene lässt sich das eben Gesagte folgendermaszen erklären: Wird nur die Spitze beleuchtet, so dauert es im Falle der 3. + Krümmung im Vergleich zu der 1. + Krümmung länger, bis die zur Krümmung notwendige Minimum-Auxindifferenz zwischen beiden Seiten erreicht ist, wenn wir berücksichtigen, dasz stark beleuchtete Zylinder weniger Auxin abgeben als unbeleuchtete. Inzwischen verschiebt sich aber durch die Behinderung der Auxinabfuhr die Auxinbildungsgleichung „Vorstadium $\rightleftarrows$ Auxin" nach links (s. S. 825). Es wird also weniger Auxin produziert, und dieser Umstand verzögert seinerseits auch wieder den Zeitpunkt des Erreichens der minimalen absoluten Auxindifferenz.

Bei totaler Beleuchtung nimmt dann auszerdem noch

das Reaktionsvermögen über die Länge der ganzen Pflanze hin ab (s. S. 898), doch findet gleichzeitig über die ganze Pflanze und nicht nur in der Spitze ein Auxin-Quertransport statt, wodurch sich die Pflanze über ihre ganze Länge hin krümmt. Hinsichtlich der Reaktionszeit kompensieren sich beide Faktoren: Quertransport im Hohlteil und vermindertes Reaktionsvermögen, mehr oder weniger [1]), denn durch den Quertransport wird wohl der Zeitpunkt des Erreichens der minimalen absoluten Auxindifferenz etwas verfrüht, demgegenüber aber wird infolge der verringerten Reaktionsfähigkeit die zur Krümmung notwendige *Wachstums*differenz doch wieder erst später erreicht.

Ad. 2 und 3. Der (2te) Unterschied in der verschiedenen Dauer der Krümmungen lässt sich verstehen, wenn man den 3ten Unterschied in Betracht zieht. Man bedenke, dasz die zur 1. + Krümmung notwendige Energiemenge so klein ist, dasz sie nur ein sehr labiles Gleichgewicht, wie es bei vielen plasmatischen Vorgängen besteht, verschieben kann. Ein solches Gleichgewicht stellt sich aber nach Aufhören des Energieimpulses bald wieder her, und führt im Normalfall nur dann, wenn es genügend geändert wird, besonders in der Spitze, zu einer Krümmung.

Anders ist es, wenn man grosze Energiemengen benutzt. Diese haben weitgreifende Aenderungen in der Pflanze zur Folge, wozu die Aenderung des Reaktionsvermögens der Zellen, die Aenderung der absoluten Transportintensität, die dadurch bedingte Aenderung der Auxinproduktion, und noch anderes mehr gehören. Dabei können

[1]) Das ist bei allseitiger Vorbeleuchtung nicht der Fall. Dass hier das Auftreten einer Krümmung schon nach einer kurzen Reaktionszeit auftritt, ist wohl so zu erklären, dass durch den Einfluss der Vorbeleuchtung der Längstransport herabgesetzt ist. Durch die nachher folgende einseitige Beleuchtung wird die Minimum-Differenz an Auxin leichter erreicht.

womöglich Komplikationen auftreten, deren Einzelheiten uns heute noch unbekannt sind, wie ja überhaupt unsere Kenntnis über den Chemismus der Lichtwirkung bis jetzt noch sehr ungenügend ist.

§ 5. *Vergleich zwischen phototropischer und geotropischer Krümmung.*

Schon Dolk (1930, S. 81) stellte einen Vergleich zwischen der geotropischen und der 1. + phototropischen Krümmung an und fand, dasz sich bei der 1. + Krümmung alle Zonen später als bei der ersteren krümmten (die Krümmung wandert langsamer basalwärts), auszerdem aber auch das Krümmungsmaximum später erreicht wird. Du Buy-Nuernbergk (1930, S. 549) haben diese Unterschiede genauer präzisiert und auf den Umstand zurückgeführt, dasz bei der geotropischen Krümmung die „Minimumdifferenz an Wuchsstoff", die gerade eine Krümmung hervorbringen kann, eher als bei der 1. + phototropischen Krümmung erreicht wird, weil bei jener der Quertransport des Auxins nicht nur in der Spitze, sondern auch im wachsenden Organteil stattfindet. Bei der 1. + phototropischen Krümmung erfolgt dagegen der Quertransport nur in der Spitze. Die Unterschiede zwischen geotropischer und 1. + phototropischer Krümmung beruhen also nur auf einer örtlich verschiedenen Ausdehnung des Quertransportes des Auxins.

Zwischen 3. + phototropischer und geotropischer Krümmung besteht aber dieser Unterschied nicht, denn wir sahen auf S. 896, dasz bei der 3. + Krümmung auch in den wachsenden Zonen ein Auxin-Quertransport stattfindet. Darum ähnelt eine 3. + phototropische Krümmung, sofern sie durch Totalbeleuchtung hervorgerufen worden ist, in ihrem Wachstumsbild auch viel mehr einer geotropischen Krümmung. Der Unterschied zwischen diesen beiden Arten von Krümmungen besteht hauptsächlich darin, dasz bei

der 3. + phototropischen Krümmung durch das Licht sowohl eine Verminderung des Reaktionsvermögens als auch der Auxintransportintensität in der wachsenden Zone bewirkt wird, beides Prozesse, die bei einer geotropischen Krümmung nicht in Erscheinung treten. Es ist daher erklärlich, dass auch bei der 3. + phototropischen Krümmung das maximale Krümmungsstadium viel später als bei der geotropischen Krümmung erreicht wird, obwohl die Bedingungen für die Entstehung der „Minimumdifferenz an Wuchsstoff" bei beiden Krümmungsarten gleich günstig liegen. Hier spielt also der Umstand eine Rolle, den ich auf S. 840. Anm. schon angedeutet habe: bei Verminderung des Reaktionsvermögens (durch Alter oder Licht) steigt der absolute Betrag der für eine Krümmung notwendigen Minimumdifferenz an Wuchsstoff an, oder auch: die Grenzwinkel-Auxinkonzentration erhöht sich.

6. Die phototropische Reaktion in Abhängigkeit von dem Beleuchtungsmodus.

§ 1. *Lichteinfall unter verschiedenen Winkeln und Reaktionsgrösse, (Schwellenwert).*

Es ist jetzt angebracht, sich auch etwas genauer mit den die Energieschwelle (Reizschwelle, Schwellenwert) betreffenden Fragen zu beschäftigen. Zunächst einige Bemerkungen über das Wesen der Energieschwelle!

Ich verstehe darunter diejenige Energiemenge, welche nötig ist, um eine eben mit bloszem Auge sichtbare phototropische Krümmung hervorzurufen. Es ist wohl selbstverständlich, dasz das stets nur eine 1. + Krümmung sein kann.

Die eben angegebene, am meisten gebräuchliche Definition ist analog zu der, die für den Schwellenwert der photographischen Platte gilt (vgl. Eggert-Rahts, 1928, S. 610). Beide Definitionen verwenden als Kriterium einen

sinnesphysiologischen Prozess, nämlich die räumliche Unterscheidungsfähigkeit unseres Auges (vgl. Guillery 1931, S. 752).

Auf keinen Fall darf man aber unter Energieschwelle oder Schwellenwert verstehen, dasz dieses überhaupt der Beginn der Lichtwirkung ist, und dasz quasi wie beim Alles-oder-Nichts-Gesetz erst in dem Augenblick, wo die Schwelle erreicht ist, ein wirklicher Einfluss des Lichtes beginnt, während dieser vorher noch *völlig* unwirksam gewesen ist. Wenn man nämlich die bei „unterschwelligen" Belichtungen sowohl bei der phototropischen Krümmung als auch der photographischen Platte vorhandenen verschiedenen Vorgänge mit möglichst empfindlichen Methoden (mikroskopische Beobachtung bzw. Kornzählung usw.) beobachtet, so findet man natürlich bereits bei weit schwächeren Lichtmengen, als dem Schwellenwert entspricht, vorläufig noch nicht messbare *Lichteinwirkungen*. Da nun aber in diesen Fällen die Empfindlichkeit der verschiedenen Messmethoden ein groszen Veränderungen unterliegender Faktor ist, während das räumliche Unterscheidungsvermögen unseres Auges relativ konstant ist, so ist es immer angebracht, wenn man, um vergleichbare Werte für die „Empfindlichkeit" zu erzielen, bei deren experimentellen Bestimmung von allen optischen Beobachtungshilfsmitteln absieht. Damit soll aber nicht gesagt sein, dasz es nicht grosze Vorteile mit sich bringt, wenn man z.B. von den Versuchspflanzen Schattenbilder in *natürlicher Grösze* aufnimmt und diese später bei hellem Lichte genauer untersucht, um so das bei schwächerer Rot- oder Gelbbeleuchtung stärker variierende räumliche Unterscheidungsvermögen des Auges zu eliminieren.

Ein wichtiger Punkt, der bei der Bestimmung der Energieschwelle beachtet werden muss, ist der jeweilige Beleuchtungsmodus, den man angewandt hat. Gewöhnlich bestimmt man den Schwellenwert (im statistischen Versuch) bei

genau achsennormaler einseitiger Beleuchtung. Wenn nun z.B. bei 4360 Å schon durch eine Energie von 0,03 Erg/sec (s. S. 885) eine kräftige 1. + Krümmung hervorgerufen wird, und die Wirkung dieser Energie durch die, infolge des Lichtabfalls ungleiche Absorption an Licht- und Schattenseite bedingt ist, so kann es nicht gleichgültig sein, wie das Licht auf die Spitze fällt. Deren medianer Längsschnitt hat, betrachtet man ihn senkrecht auf die Schmalseite blickend, ungefähr die Form eines rechtwinkligen, auf der einen Kathete ruhenden Dreiecks, senkrecht auf die Breitseite blickend aber die Form einer halben Ellipse.

Beleuchtet man nun die Spitze schmal- oder breitseitig achsennormal oder schräg von oben in einem Winkel von 45° zur Längsachse, so bekommt man Resultate, welche sehr für die Annahme sprechen, dasz die Epidermiszellen, evtl. zusammen mit den gleich darunter liegenden Zellen der äussersten Spitze das Auxin abgeben.

Einer der diesbezüglichen Versuche, die ich gemacht habe, zeigte, schematisch wiedergegeben, die folgenden Ergebnisse: Beleuchtung aller Serien war 2,1 oder 4,2 Erg/cm² sec mit Licht der Wellenlänge 4360 Å.

TABELLE 14.

Krümmungsstärke in Graden.

Beleuchtungsmodus	↘⟋|	↘⋀	→⟋|	→⋀	⟋|←	⟋|↙
Lichtintensität 2,1 Erg	21°	13°	14°	16°	8°	6°
4,2 „	29°	31°	27°	25°	27°	20°

Man sieht, dasz besonders bei der kleineren Energiemenge der Unterschied in der Beleuchtungsart deutlich durch die verschiedene Grösze der Krümmungen zutage tritt. Wenn man derart beleuchtet, dasz das Licht so einfällt, dasz die Beleuchtungsintensität der Epidermiszellen an Licht- und Schattenseite geringere Unterschiede aufweist,

dann erhält man auch regelmäszig die kleinsten Krümmungen.

Die Tatsache, dasz bei der gröszeren Energiemenge die Unterschiede zwischen den Reaktionen undeutlicher werden, wird dadurch erklärt, dasz diese Lichtmenge schon in der Nähe des Punktes (Abb. 17, S. 912) liegt, bei dem die 1. + Krümmung ihre maximale Grösze erreicht.

Im übrigen sei noch darauf hingewiesen, dasz Konr. Noack (1914) mit einseitiger und Von Guttenberg (1922 S, 199) mit untereinander verschiedener antagonistischer breitseitiger Dauerbeleuchtung arbeiteten und einen Einfluss des Lichteinfallswinkels feststellten. Der Unterschied in der Krümmungsgrösse bei einer Beleuchtung, welche eine 1. + Krümmung hervorruft, in Abhängigkeit davon, ob man die Schmalseite oder Breitseite der Spitze beleuchtet, wurde zuerst von Du Buy-Nuernbergk (1930) zahlenmäszig festgelegt.

Schlieszlich möchte ich auch noch an die Untersuchungen von Filzer (1929, 1930) erinnern. Dieser stellte fest, dasz man auch bei einseitiger achsenparalleler Belichtung der Koleoptile (d.h. nur die Hälfte der Spitze wurde von oben beleuchtet) Krümmungen erzielen kann, doch ist dann die benötigte Energiemenge ungefähr 150 mal so grosz wie bei der achsennormalen Beleuchtung. Die Erklärung dieser Tatsache ergibt sich wohl völlig aus dem oben Gesagten, ist doch die halbseitige achsenparallele Beleuchtung nur der Extremfall einer schräg seitlichen Beleuchtung von oben, wie sie in meinem Versuch zur Anwendung gekommen war. Bei *totaler* achsenparalleler Belichtung findet dann natürlich keine Krümmung mehr statt.

§ 2. *Die Beziehungen zwischen Energiemenge ($J \times t$), Lichtabfall und Krümmungsgrösze.*

Sowohl bei dem auf S. 907 beschriebenen Versuch als auch bei der Untersuchung der Beziehungen zwischen

negativer und positiver Krümmung war es nötig, das Verhältnis zwischen Energiegrösze und Krümmungsgrösze etwas genauer festzustellen, um dann ebenfalls zu sehen, ob sich zwischen die Tendenz zur negativen Krümmung und die 1. bzw. 2. + Krümmung gröszere oder kleinere Indifferenzstadien einschieben. Auch musste untersucht werden, ob nicht nur nach der 2. sondern auch nach der 1. + Krümmung, also beim Uebergang zur 2. + Krümmung, eine 1. negative Krümmung auftritt.

Folgender Belichtungsversuch sollte diese Fragen klären:

TABELLE 15.

4360 Å; konstante Lichtintensität: 16,6 Erg/cm² sec; 3—4 Pflanzen pro Serie.

Energiemenge in Erg/cm²	0,34	0,67	16,6	33,2	66,4
Erzielte maximale Krümmung	+ 8 ± 0,6	+ 27 ± 1,0	+ 43 ± 1,7	+ 35 ± 0,7	+ 30 ± 1,3
Energiemenge in Erg/cm²	99,6	132,8	166	199	234
Erzielte maximale Krümmung	+ 21 ± 5,0	+ 3 ± 1,7	0	0	— 1, ± 5,0
Energiemenge in Erg/cm²	266	299	332	416	496
Erzielte maximale Krümmung	0	—7, +7, +5	— 7, 0, — 5	— 7 ± 1,2	0, — 4, — 7
Energiemenge in Erg/cm²	—	664	830	—	—
Erzielte maximale Krümmung	—	—2, +6, —7	0, - 1, - 4, - 3	—	—

Man sieht aus der Tabelle 15, dasz ein deutliches Indifferenzstadium nicht zwischen 1. + und 1. — Krümmung vorhanden ist, sondern höchstens vorübergehend die Tendenz dazu auftritt. Beide Krümmungstypen scheinen daher ihrem Wesen nach mehr zusammenzugehören, als man bei oberflächlicher Betrachtung annehmen möchte.

Auch die Frage nach den Beziehungen, die zwischen

Lichtabfall und Grösze der Krümmnng herrschen, kann man am besten bei der 1. + Krümmung studieren, weil man es hier ja nur mit *einem* Sonderprozess, dem horizontalen Transport zu tun hat.

Zuerst untersuchte ich, ob sich dekapitierte Pflanzen, deren Schnittfläche allseitig mit Auxin versehen worden war, bei schwacher einseitiger Beleuchtung krümmen. Dieses ist, *nicht* der Fall, obwohl Auxin anwesend ist. Wartet man aber solange, bis die Regeneration der Auxinabgabe eingesetzt hat, also ± 2 Std., so reagieren die Stümpfe wohl auf die schwache Lichtmenge wie auch F. W. Went (1927) und Dolk (1926) einwandfrei feststellten. Das heisst also: Während 2er Stunden nach der Verwundung ist die Lichtempfindlichkeit herabgesetzt, obwohl Auxin vorhanden ist. (Die Lichtempfindlichkeit ist aber nicht etwa aufgehoben, denn man kann mit starker einseitiger Belichtung (s. S. 894) wohl eine Krümmung innerhalb 2 Std. nach der Dekapitation erzielen.)

Wenn nun eine schwache Energiemenge die ersten 2 Stunden über keinen Erfolg zu zeitigen vermag, obwohl Auxin anwesend ist, so wäre dies vielleicht so zu erklären, dasz die 1. + Krümmung auf der vorübergehenden Beeinflussung eines labilen Gleichgewichtes beruht. Wenn sich nun auch die Krümmungen der intakten und der regenerierten Koleoptilen nicht ohne weiteres auf eine gleiche Linie setzen lassen, so kann man doch wenigstens die unter verschiedenen Bedingungen auftretenden Krümmungen der dekapitierten und regenerierten Koleoptilen untereinander vergleichen. Hier kann man nun aber den Lichtabfall variieren, indem man Stümpfe mit oder ohne Primärblatt (im ersten Fall wird dasselbe auch losgezogen, um hinsichtlich des Zuflusses der Baustoffe gleiche Bedingungen zu erhalten, vgl. S. 839) beleuchtet oder statt des Primärblattes Metallstückchen in den Hohlraum der Koleoptile einsetzt. Dieses Gleichgewicht wird aber durch die Verwun-

dung in deren direkten Nähe während 2er Stunden vernichtet oder unwirksam gemacht [1]). In Uebereinstimmung hiermit stehen folgende Tatsachen: dekapitierte Spitzen, welche mit der für eine 1. + Krümmung erforderlichen Lichtmenge belichtet und dann wieder auf die unbelichteten Stümpfe gesetzt worden sind, verursachen, da bei ihnen das Gleichgewicht *nicht* durch die Verwundung gestört worden ist, darum wohl eine Krümmung vom normalen Ausmasz. Hat man aber hier nur die Zellen der äuszersten Spitze entfernt, so ist das schon genügend, um die Grösze der Krümmung bereits erheblich herabzusetzen. Weder aus dieser äuszersten Spitze noch aus der 2 mm tiefer liegenden Zone ist dann beim Aufsetzen auf Agar, innerhalb 90 min Auxin aufzufangen.

Die Lichtmenge, welche für die erst 2 Stunden nach der Dekapitation entstehende Krümmung (die also mit der Regeneration der Auxinabgabe und somit wahrscheinlich mit der Wiederherstellung des eben genannten labilen Gleichgewichtes zusammenhängt), erforderlich ist, hat nun, wie ich feststellen konnte, ungefähr denselben Wert, wie für intakte Pflanzen, nur ist das *Ausmasz*, das die Krümmung überhaupt erreichen kann, viel kleiner (Vers. 2/4/32). Dieses ist aber nicht verwunderlich, wenn man daran denkt, dasz das erneuerte Auxinzentrum viel weniger Auxin produziert (s. S. 852). Die absolute Auxindifferenz kann also auch keinen höheren Wert erreichen.

Im übrigen ersieht man auch hier deutlich, dasz das *Ausmasz der Krümmung nie ein Masz für die Grösze des Lichteinflusses sein kann,* solange man nicht sicher weisz, dasz dieselbe Auxinmenge zur Verfügung gestanden hat. Dasz die Krümmungsgrösze von der jeweils vorhandenen Wachs-

---

[1]) So hat Bottelier, wie er mir sagte, beobachtet, dasz auch die Protoplasmaströmung, die nach der Verwundung aufhört, etwa 2 Std. später wieder in Gang kommt.

tumsgeschwindigkeit abhängig ist, stellte bereits Wiesner (1881, S. 62) fest.

In Bezug auf den Krümmungsverlauf sieht man, dass bei einer Intensität von 16 Erg/cm² sec der ganze Krümmungsbereich der 1. — und der 1. + Krümmung innerhalb einer Beleuchtungszeit von einer Minute liegen.

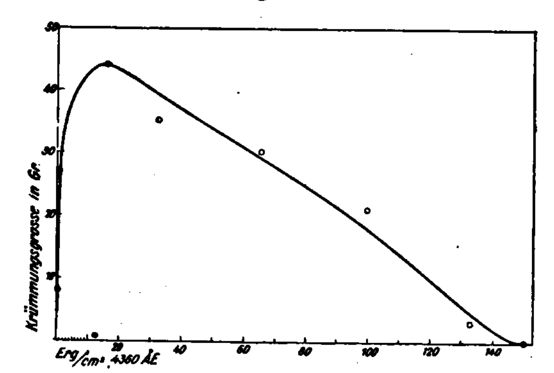


Abb. 17. Maximale Krümmungsgrösse ohne Klinostatieren in Bereich der 1. + Krümmung in Abhängigkeit von der Energiemenge bei konstanter Intensität. λ = 4360 Å.

Nur im Anfang besteht eine direkte Proportionalität zwischen Energiemenge und Krümmungsgrösse.

Für den weiteren Verlauf besteht nur eine kompliziertere Abhängigkeit und keine direkte Proportionalität mehr.

So bekommt man z.B. sowohl mit 3 Erg/cm² sec als 65 Erg/cm² sec eine Krümmung von 30°.

Dieses ist wohl zu verstehen, wenn man das auf Seite 883 ff. Gesagte in Betracht zieht: der Widerstand, der erst in schwachem Masz an der belichteten Seite auftritt, wird nach und nach auch an der lichtabgewandten Seite stärker. Bildlich kann man das mit einem Damm vergleichen, der einen Fluss allmählich von der einen Seite her abdämmt. In dem Augenblick, wo dieser das andere Ufer erreicht, strömt das Wasser schon über den ganzen Damm, wenn

er nicht zu hoch ist, hinweg. Das heisst: man erhält wohl eine Zu- und Abnahme der Krümmung, aber keine messbare Lichtwachstumsreaktion.

Für die 1. — Krümmung gilt mutatis mutandis dasselbe. [1])

Wie die Verhältnisse bei der 2. + und der bei höheren Lichtmengen auftretenden 2. — Krümmung sind, habe ich nicht näher untersucht. Erstens sind beide Krümmungen nie sehr deutlich. Wie bei der ersten — Krümmung habe ich für die 2. + Krümmung nur Krümmungen von 10—15° feststellen können. Daher bestand keine Aussicht, dass sie mit der direkten Methode der Auxinbestimmumg analysiert werden konnten, weil hierzu die Unterschiede zu gering sind. Auch ist es wahrscheinlich, dass diese, bekanntlich unregelmässig auftretenden Krümmungen Interferenz-Erscheinungen jener Prozesse sind, die ich für die 3. + Krümmung untersucht habe: Änderung der Transportintensität, der Dehnbarkeit, und deren Einfluss auf die Auxinabgabe.

Auch die Stimmungserscheinungen werden m.E. hierin ihre Erklärung finden, wozu aber als komplizierende Möglichkeit noch kommt, dass die photochemischen Änderungen in der Zelle, welche zu der Beeinflussung der Auxintransports führen, ihr Energieniveau ändern können, wie es auch bei der photographischen Platte geschieht.

Jedenfalls besteht die Wirkung der einer 1. + Krümmung entsprechenden Lichtmenge und auch die Wirkung höherer Mengen, welche sich u.a. auch in dem Auftreten von Krümmungen äussert, immer in einem *indirekten* (s. S. 884) Einfluss auf das Auxin.

---

[1]) Herr Bottelier hatte die Freundlichkeit, mir mitzuteilen, dass bei der etwa einer 2. + Krümmung entsprechenden Energiezufuhr eine, der bei der 1. + Krümmung in der Geschwindigkeit entgegengesetzt beeinfluszte kurz dauernde Protoplasmaströmungsreaktion auftritt.

§ 3. Summation bei intermittierender Belichtung.

Aus zwei Gründen sind hierüber einige Versuche angestellt worden: erstens war es interessant zu wissen, ob man bei nochmaliger Zufuhr einer Energiemenge, welche eine positive Krümmung von etwa 30° hervorruft, nun eine Krümmung von 60° erhält, oder eine Krümmung auftritt, wie sie bei dieser doppelten Energiemenge nach der Tabelle 16 zu erwarten war.

Zweitens waren mir keine Daten über die Summation bei längeren Zeitintervallen bekannt, denn die Versuche von Arisz (1915) beziehen sich auf Kompensationsbelichtung. Diese Frage ist besonders in Bezug auf die Arbeit von Oort (1932) interessant, weil dort bekanntlich beschrieben wird, dasz der Sporangiophor von Phycomyces auf eine zweite Belichtung, welche innerhalb 32 min nach der ersten fällt, nicht mit einer Lichtwachstumsreaktion antwortet.

Die Lichtmengen habe ich so gewählt, dasz stets eine 1 + Krümmung auftrat, die entweder auf dem positiven oder negativen Ast von der „Kurve der maximalen Krümmung in Abhängigkeit von der Lichtmenge" (vgl. Abb. 17) lag.

Es ergab sich, dasz die 2te Belichtung den Effekt der ersten verstärkte, und zwar in dem vor dem Krümmungsmaximum liegenden Energiebereich im positiven, im anderen Fall im negativen Sinn. (Tab. 16). Die Verstärkung war desto gröszer, je kleiner das Intervall war, darum erhielt ich bei Intervallen von nur 1 sec Krümmungen von beinahe demselben Ausmasz, wie wenn die 1. und 2. Belichtung ohne Intervall als kontinuierliche Belichtung gegeben worden wären.[1]) Mit Zunahme der Zeitdauer der Intervalle wurde die Summation immer geringer, bei

[1]) Man beachte im Fall: 0,12 Erg, dasz die Summe dort 0,36 Erg ist, also zu vergleichen ist mit 0,34 Erg.

900 sec Dauer des Intervalls war kaum mehr eine Wirkung von ihr zu verspüren.

Aus den mir von Bottelier zur Verfügung gestellten Daten ist ersichtlich, dasz die Protoplasmaströmung genau in analoger Weise auf kürzere und längere Intervalle bei der Belichtung reagiert. Der Schluss liegt daher sehr nahe, eine gewisse Beziehung zwischen beiden Erscheinungen anzunehmen.

TABELLE 16.

Hg-Lampe, 4360 Å, 16,8 Erg/cm² sec. 3—5 Pflanzen/Serie. Photogr. 90 min nach der 1. Belichtung.

Intens. Erg/cm² 1. Bel.	Interv. in sec.	Intens. Erg/cm² 2. Bel.	Kr. der Pfl. Länge: 15—20 mm	Kr. der Pfl. Länge: 25—40 mm
0.12	—	—	3.0 ± 1.4	—
0.12	120	0.24	13.6 ± 0.8	—
0.24	—	—	8.6 ± 1.6	—
0.34	—	—	14.5 ± 0.9	2.2 ± 0.9
0.34	1	0.34	—	15.2 ± 0.9
0.34	15	0.34	21.2 ± 0.8	—
0.34	60	0.34	20.5 ± 0.9	—
0.34	300	0.34	19.0 ± 2.8	—
0.68	—	—	23.5 ± 0.9	31.8 ± 0.3
0.68	1	0.68	—	34.3 ± 2.6
16.8	—	—	19.6 ± 2.3	27.2 ± 1.6
16.8	1	16.8	—	17.6 ± 1.2
16.8	5	16.8	13.0 ± 0.7	14.3 ± 0.6
(16.8	60	16.8	10.5 ± 4.5)	—
16.8	300	16.8	12.5 ± 1.9	—
16.8	900	16.8	19.2 ± 1.5	—
33.6	—	—	11.0 ± 2.5	14.6 ± 2.6

Die von Oort angewandten Zeiten sind gerade länger, die von Nathansohn-Pringsheim (1908) benutzten Zeiten z. Teil kürzer als die von mir untersuchten. Nathansohn und Pringsheim stellten bei ihren Versuchen die Gültigkeit des Talbotschen Gesetzes fest. Tabelle 16

zeigt, dasz für die ganz kurzen Intervalle auch bei meinen Versuchen noch das Talbotsche Gesetz gilt, dasz aber bei längeren Intervallen infolge der inzwischen eintretenden Vorgänge kein bestimmtes Produkt von Intensität und Zeit zu einer bestimmten Krümmung gehört. Bei Intervallen von etwa 120 min nimmt, wie einige nicht tabellarisch wiedergegebenen Versuche zeigten, die Krümmungsgrösse wieder zu: die bei kurzen Intervallen auftretende Summation der photischen Vorgänge in der Spitze ist nun ersetzt durch die Summation der Reaktionen der wachsenden Zellen, die zweimal nacheinander eine ungleiche Auxinmenge erhalten (vgl. auch l. c. S. 160).

7. Schluszbetrachtung.

Wir wollen nunmehr, am Ende angekommen, die in dieser Arbeit behandelten Tatsachen noch einmal kurz überblicken.

Die Ergebnisse der Versuche über den Einfluss des Lichtes auf Auxinabgabe, -Transport und Reaktion der Zellen auf das Auxin genügen, um die bei der 1. und 3. + phototropischen Krümmung auftretenden Erscheinungen verstehen zu können.

In Bezug auf die 1. + Krümmung konnte die Auffassung F. W. Wents bestätigt werden, dasz die Krümmung nur infolge einer ungleichen Auxinverteilung in der Spitze entsteht.

Bei der 3. + Krümmung, erhalten durch alleinige *Spitzen*belichtung, kommt noch dazu, dasz auch eine Verringerung der Auxinabgabe durch die Spitze stattfindet (S. 868).

Bei der 3. + Krümmung, erhalten durch *Total*beleuchtung, übt das Licht weiterhin noch einen Einfluss auf die *reagierenden* Zellen aus, und dieser Einfluss wirkt hier *mit*bestimmend auf das *Ausmasz* der Krümmung. Dasz die Krümmung überhaupt auftritt, ist aber auch in diesem Falle die Folge der Anwesenheit einer ungleichen Auxin-

menge, nur wirkt dann das Auxin sowohl an der belichteten, als auch der *unbelichteten Seite* auf Zellen, die ein geändertes Reaktionsvermögen aufweisen. (Man vergleiche S. 902, wo darauf hingewiesen worden ist, dasz man bei *Total*belichtung mit hoher Intensität in der *Spitze* mit dem Einfluss des Lichtes auf Auxinabgabe und -Transport, in der *Basis* aber mit dem Lichteinfluss auf Auxintransport und Auxinreaktion zu tun hat). Im übrigen ist die 3. + Krümmung derjenige Krümmungstypus, den wir gewönlich in der Natur bei phototropisch reagierenden Koleoptilen antreffen.

Die ungleiche Auxinverteilung bedingt also in allen Fällen das *Auftreten,* nicht aber das *Ausmasz* der phototropischen Krümmung. Da diese infolge der anatomischen Struktur der Koleoptile in Spitze und Basis verschieden leicht zustande kommt, so ist damit auch zum guten Teil die Erklärung für die verschiedene „Lichtempfindlichkeit" der einzelnen Koleoptilzonen gegeben, sofern diese Empfindlichkeit nach der Grösze der Krümmung gemessen wird.

Was nun die Blaauwsche Theorie betrifft, so gibt sie in dem Sinne, wie Blaauw selbst am Schluss seiner Arbeit von 1918 seine Theorie interpretiert, wobei m.E. die Bedeutung im 2. Teil des Satzes liegt, und wie ich sie auch hier aufgefasst habe, für Avena keine genügende Erklärung für das Ausmasz der in der Spitze induzierten Krümmung.

Nun sagt Blaauw (1918, S. 186) ferner, dasz natürlich unter seine Theorie auch diejenigen Fälle zu rechnen sind, wobei sich eine photochemische Ungleichheit oder die direkte Folge davon über die belichtete Stelle *hinaus* zu den wachsenden Zonen fortpflanzt. Wenn man seine Theorie so auffasst, so kann man allerdings davon sprechen, dasz sie mehr oder weniger eine genügende Erklärung für die phototropischen Krümmungen der Avena-Koleoptile

gibt. Immerhin bleibt es dabei aber Geschmackssache, ob man auch die Auxintheorie unter seinen Fall der „photochemischen Ungleichheit usw." rechnen will oder nicht.

Die Frage, ob es berechtigt ist, zwischen phototropischem und dem sog. „photoblastischen" Wachstum einen Unterschied zu machen, ist durch die von mir erzielten Versuchsergebnisse wohl überflüssig geworden. Diese Ansicht wurde hauptsächlich von Beyer (1928), z.T. aber auch von Filzer (1929, 1930) vertreten. Nach beiden Autoren stellt die Blaauwsche Lichtwachstumsreaktion das photoblastische Wachstum dar, während die eigentliche phototropische Krümmung durch das (nach Filzer) mit der Auxinablenkung zusammenhängende „phototropische Wachstum" entsteht.

Dabei glaubt Beyer (1928, S. 509), dasz überhaupt kein kausaler Zusammenhang zwischen photoblastischem und phototropischem Wachstum besteht, während es Filzer (1929, S. 487) immerhin für wahrscheinlich hält, dasz die „tropistische" Wirkung des Lichtes bei symmetrischer Beleuchtung, wo also photoblastisches Wachstum stattfindet, wenigstens *potentiell* vorhanden ist.

Aus meinen Versuchen über den Hergang des Auxintransportes hat sich ergeben, dasz die Beyersche Ansicht unzutreffend ist. Ueberhaupt ist es nicht empfehlenswert ‚den Ausdruck „photoblastisches Wachstum", der am besten nur dort zu gebrauchen ist, wo Zellteilung und meristematisches Wachstum durch das Licht beeinflusst werden, auch für das reine Streckungswachstum der Avena-Koleoptile anzuwenden.

Im übrigen liefern die von mir gegebenen Daten über Auxinabgabe, -Transport und -Reaktion in Abhängigkeit vom Licht auch einen Beweis für die Richtigkeit der Ansichten Van Dillewijns (1927, S. 552 ff.) über die primären Vorgänge, die den bei höheren Lichtintensitäten auftretenden Lichtwachstumsreaktionen zugrunde liegen. Ferner sind die von verschiedenen anderen Autoren beschriebenen Tatsachen, die die Unterschiede in der „Empfindlichkeit", oder die „Stimmungsphänomene" betreffen, ohne weiteres aus den Ergebnissen meiner Untersuchungen über Summation, spektrale Empfindlichkeit usw. verständlich bzw. daraus ableitbar. Eine eingehende

Besprechung der ganzen diesbezüglichen Literatur hätte aber an dieser Stelle zu weit geführt und soll erst in Teil II der Phototropismus-Monographie von Du Buy-Nuernbergk erfolgen.

Wir wollen uns jetzt nur noch kurz fragen, was wohl überhaupt das am meisten Charakteristische an der Wirkung ist, die das Licht auf Wachstum und Phototropismus der Koleoptile ausübt. Die Antwort darauf lautet am besten:

Das Licht beschleunigt das „Aelterwerden" der Koleoptile.

Auf S. 848 hörten wir, dasz sich das natürliche Altern der Zellen in deren geringeren Fähigkeit, Auxin zu transportieren und darauf zu reagieren kundgibt, während die Auxinproduktion selber durch das Altern unbeeinflusst gelassen wird.

Genau dasselbe finden wir aber auch bei der Lichtwirkung: sie verringert die Fähigkeit der Zellen, Auxin zu transportieren (Folge davon ist u.a. eine ungleiche Auxinverteilung) und darauf zu reagieren, während sie (ohne Mitwirkung von dem Lichte beigemischter Wärmestrahlung) die Auxinproduktion höchstens nur unwesentlich vermindert.

In beiden Fällen ist der Ort der Einwirkung die Zellwand bzw. das ihr anhaftende Plasma, und in beiden Fällen wird die Wirkung auch mit einem gleichen oder ähnlichen physiko-chemischen Prozess verbunden sein: die Zellwand wird letzten Endes unter Wasseraustritt aus den Kolloiden spröder und weniger dehnbar, weil durch das Altern *oder* das Licht die Faktoren, welche die Stabilität der Zellwandkolloide beherrschen, geändert werden.

Für diese Ansicht liefert uns die Natur selber wohl den besten Beweis: bei der normalen Keimung des Hafers im Freien hat seine Koleoptile, die hier dem Lichte ausgesetzt ist, gegenüber der etiolierten „Laboratoriumskoleoptile" eine sehr verringerte Endlänge.

Zusammenfassung.

Auxinabgabe.

Die Auxinabgabe wird von der Temperatur etwa einer Optimumkurve folgend beeinfluszt. Die Auxinabgabe wird verringert, wenn durch irgendwelche Umstände die Konzentration in den mehr basalen Partieen zunimmt. Die Auxinabgabe bleibt während der ganzen Entwicklung der Koleoptile praktisch gleich; nur indirekt wird sie geändert.

Auxintransport.

Die Auxin-Transportintensität nimmt beim „Altern" der Koleoptile ab. Durch künstliche Eingriffe kann man gleichfalls den Transport herabsetzen bzw. aufheben.

Auxinverbrauch.

Der Auxinverbrauch nimmt beim Älterwerden zu.

Reaktionsvermögen auf Auxin.

Das Reaktionsvermögen auf Auxin nimmt beim Älterwerden ab. Ähnliche Erscheinungen erhält man mit dekapitierten Koleoptilen.

Einflusz des Lichtes.

Schwaches Licht (z.B. blau: Lichtmenge ≈ 10 Erg/cm^2) hat keinen Einflusz auf die Auxinabgabe und den Längstransport in der Spitze. Der Quertransport wird wohl beeinfluszt. Auch das Reaktionsvermögen der mehr basalen Zellen wird hierdurch nicht beeinfluszt. Intensives Licht (z.B. blau: Lichtmenge ≈ 250 Erg/cm^2) verringert, vielleicht indirekt, die Auxinabgabe und den Längstransport in der Spitze. Auch der Quertransport wird beeinfluszt. Das Reaktionsvermögen der mehr basalen Zellen auf Auxin nimmt ab.

Phototropismus.

In Bezug auf den Phototropismus sind Daten über die Vorgänge gegeben worden, welche wiederum der ungleichen Auxinverteilung zugrunde liegen, und mit deren Ablauf

die Erscheinungen der Summation, die spektrale Empfindlichkeit und die Regeneration der Auxinabgabe nach Dekapitation zusammenhängen.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Laboratorium der Reichsuniversität Utrecht ausgeführt. Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went danke ich vielmals für die bereitwillige Unterstützung meiner Untersuchungen und für die zu grösserer Vollständigkeit anregende Kritik.

8. LITERATURVERZEICHNIS

Arisz, W. H. (1915), Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. trav. bot. néerl. 12, 115. Groningen.

Bachmann, Fr. und Fr. Bergann (1930): Ueber die Wertigkeit von Strahlen verschiedener Wellenlänge für die phototropische Reizung von Avena sativa. Planta 10, 744. Berlin.

Bakhuyzen, H. L. van de Sande (1930), The internal causes of growth and differentation in plants. Contr. Mar. Biol. 1930, 271. Stanford U. S. A. 1930.

Blaauw, A. H. (1909), Die Perzeption des Lichtes. Rec. trav. bot. néerl. 5, 209. Nimègue.

——— (1914), Licht und Wachstum I. ZS. Bot. 6, 641. Jena.

——— (1915), Licht und Wachstum II. Ibidem 7, 465. Jena.

——— (1918), Licht und Wachstum III. Med. Landbouwhoogeschool 15, 89. Wageningen.

Bergann, Fr. (1930), Untersuchungen über Lichtwachstum, Lichtkrümmung und Lichtabfall bei Avena sativa mit Hilfe monochromatischen Lichtes. Planta 10, 666. Berlin.

Beyer, A. (1927), Experimentelle Studien zur Blaauwschen Theorie I. Planta 4, 411. Berlin.

——— (1928), Idem II. Ibidem 5, 478.

Brauner, L. (1927), Die Blaauwschen Theorie des Phototropismus. Ergebn. Biol. 2, 95. Berlin.

——— (1927), Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. Jb. Bot. 66, 381. Leipzig.

Bremekamp, C. E. B. (1918), Theorie des Phototropismus. Rec. trav. bot. néerl. 15, 123. Groningue.

Du Buy, H. G. (1931), Ueber die Bedingungen, welche die Wuchsstoffproduktion beeinflussen. Proc. Ak. Wetensch. Amsterd. 34, 277. Amsterdam 1931.

——— und E. Nuernbergk (1929), Weitere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum von Koleoptile und Mesòkotyl bei Avena sativa. Proc. Ak. Wetensch. Amsterd. 32, 808. Amsterdam.

——— (1932), Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. 1. Teil. Erg. Biol. 9, 358. Berlin.

Dillewijn, C. van (1927), Die Lichtwachstumsreaktionen von Avena. Rec. Trav. bot. néerl. 24, 307. Amsterdam.

Dolk, H. E. (1926), Concerning the sensibility of decapitated coleoptiles of Avena sativa for light and gravitation. Proc. Ak. Wetensch. Amst. 29, 1113. Amsterdam.

——— (1930), Geotropie en Groeistof. Diss. Utrecht.

Eggert, J. und W. Rahts (1928, Photographie. Handb. d. Physik 19, 539. Berlin.

Filzer, P. (1929), Untersuchungen über Wachstumsreaktion und Krümmung bei achsenparalleler Lichtrichtung. Jb. Bot. 70, 435. Leipzig.

——— (1930), Weitere phototropische Untersuchungen. Planta 12, 362. Berlin.

Fitting, H. (1907), Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jb. Bot. 44, 177. Leipzig.

——— (1907), Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jb. Bot. 45, Leipzig.

Funke G. L. (1931), On the influence of light of differend wavelenghts on the growth of plants. Rec. trav. bot. néerl. 28, 431. Amsterdam.

Guillery, H. (1931), Sehschärfe. Handb. norm. path. Physiol. 12, II, 745. Berlin.

v. Guttenberg, H. (1922), Studien über den Phototropismus der Pflanzen. Beitr. allg. Bot. 2, 139. Berlin.

De Haas, R. Horreus (1929), On the connection between the geotropic curving and elasticity of the cell-wall. Proc. Ak. Wetensch. Amsterd. 32, 371. Amsterdam.

Hartmann, M. (1927), Allgemeine Biologie. Jena.

Heyn, A. N. J. (1931), Der Mechanismus der Zellstreckung. Rec. trav. bot. néerl. 22, 113. Amsterdam.

——— und J. van Overbeek (1931), Weiteres Versuchsmaterial

zur plastischen und elastischen Dehnbarkeit der Zellmembran. Proc. Ak. Wetensch. Amsterd. 34, 1190. Amsterdam.

Jost, L. (1923), Pflanzenphysiologie. Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie 2, Jena.

Klebs, G. (1917), Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothalliën, II, III. Sitzgsber. Heidelb. Ak. Wiss., math.-naturw. Kl. 1917, B 3, B 7. Heidelberg.

Kögl, Fritz (1933), Die Chemie des Auxins und sein Vorkommen im Pflanzen- und Tierreich. Naturwiss. 21, 17. Berlin.

Koningsberger, V. J. (1922), Tropismus und Wachstum. Rec. trav. bot. néerl. 19, 1. Amsterdam.

Kostytschew-Went (1931), Lehrbuch der Pflanzenphysiologie 2. Berlin.

Lange, S. (1929), Über den Einfluss weissen und roten Lichtes auf die Entwicklung des Mesokolyls bei Haferkeimlingen. Jb. Bot. 71, 1. Leipzig.

Lundegårdh, H. (1922), Ein Beitrag zur quantitativen Analyse des Phototropismus. Ark. f. Bol. 18, nro. 3. Stockholm.

Nathansohn, A. und E. Pringsheim (1908), Ueber die Summation intermittierender Lichtreize. Jb. Bot. 45, 137. Leipzig.

Noack, Konr. (1914), Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung für die Helioperzeption parallelotroper Organe. ZS. Bot. 6, 1. Jena.

Nuernbergk, E. (1927), Untersuchungen über die Lichtverteilung in Avena-Koleoptilen und anderen phototropisch reizbaren Pflanzenorganen bei einseitiger Beleuchtung. Bot. Abh. 12. Jena.

—— (1932), Phototropismus und Phototaxis der Pflanzen. Nachtrag. Handb. norm. u. path. Physiol. 18, 310. Berlin.

—— (1933), Physikalische Methoden der pflanzlichen Lichtphysiologie. Handb. biol. Arbeitsmethoden, Abt. XI/4, S. 739. Berlin-Wien.

—— und H. G. du Buy (1930), Ueber Methoden zur Analyse von Wachstumserscheinungen. Rec. trav. bot. néerl. 27, 417. Amsterdam.

—— (1933), Die Analyse von pflanzlichen Wachstumsvorgängen mit kinematographischen Registriermethoden. Handb. biol. Arbeitsmeth. Abt. XI/4, S. 951. Berlin-Wien.

Oltmanns, Fr. (1897), Ueber positiven und negativen Heliotropismus. Flora 43, 1. Marburg.

Oort, A. J. P. (1932), Die Wiederherstellung der Empfindlichkeit nach einem Lichtreiz. Verh. Ak. Wetensch. Amst. II, 29, Nr. 3. Amsterdam.

Van Overbeek, J. (1932), An analysis of phototropism in Dicotyledons. Proc. Ak. Wetensch. Amst. 35, 1325. Amsterdam.
Pincussen, L. (1930), Photobiologie. Leipzig.
Pisek, A. (1926), Untersuchungen über den Autotropismus der Haferkoleoptile bei Lichtkrümmung, über Reizleitung und den Zusammenhang von Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. Jb. Bot. 65, 460. Leipzig.
——— (1928), Beitrag zu einem quantitativen Vergleich von Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. der Haferkoleoptile. Ibidem 67, 960.
Pringsheim, E. G. (1909), Einfluss der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. II. Beitr. Biol. Pfl. 9, 263. Breslau.
Rothert, W. (1894), Ueber Heliotropismus. Beitr. Biol. Pflanzen 7, 1. Breslau 1896.
Sachs, J. (1872), Über den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Änderungen des Längenwachstums (Streckung) der Internodien. Arb. Bot. Inst. Würzburg 1, 99. Leipzig 1874.
——— (1874), Lehrbuch der Botanik. Leipzig.
——— (1880), Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. Bot. Inst. Würzburg 2, 452. Leipzig.
——— (1887), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.
Seubert E. (1925), Über Wachstumsregulatoren in der Koleoptile von Avena. ZS. Bot. 17, 49. Jena.
Sierp, H. (1921), Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei der Koleoptile von Avena sativa und ihr Zusammenhang mit der phototropischen Krümmung. ZS. Bot. 13, 113. Jena.
——— und A. Seybold (1926), Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit der Spitze und des Stumpfes in der Koleoptile von Avena sativa. Jb. Bot. 65, 592. Leipzig.
Söding, H (1929), Weitere Untersuchungen über die Wuchshormone in der Haferkoleoptile. Ibidem 71, 184.
——— (1931), Wachstum und Wanddehnbarkeit bei der Haferkoleoptile. Ibidem 74, 127.
——— (1932), Ueber das Wachstum der Infloreszenzschäfte. Ibidem 77, 627.
——— (1932), Ueber das Streckungswachstum der Zellwand. Ber. D. Bot. Ges. 50, 117. Berlin.
Stark, P. (1917), Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. Jb. Bot. 57, 461. Leipzig.

Tsi Tsung Li (1930), The appearance of the new physiological tip of the decapitated coleoptiles of Avena sativa. Proc. Ak. Wetensch. Amsterd. 33, 1201. Amsterdam.

Vogt, E. 1915), Über den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. ZS. Bot. 7, 193. Jena.

Waller, A. D. (1900), Proc. R. Soc. London 67.

——— (1901), On the Blaze Currents of vegetable Tissues: a Weeks' holiday with a Galvanometer and some plants. Journ. Linn. Soc. 37, 32. London.

Went, F. W. (1926), On growth-accelerating substances in the coleoptile of Avena sativa. Proc. Ak. Wetensch. Amst. 30, 10. Amsterdam.

——— (1928), Wuchsstoff und Wachstum. Rec. trav. bot. néerl. 25, 1. Amsterdam.

——— (1928a), Rec. trav. bot. néerl. 25a. Amsterdam.

Van der Wey, H. G. (1931), Die quantitative Arbeitsmethode mit Wuchsstoff. Proc. Ak. Wetensch. Amst. 34, 875, Amsterdam.

——— (1932), Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. Rec. trav. bot. néerl. 29, 379. Amsterdam.

Wiesner, J. (1878/1880), Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. Denkschr. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 39, 143. Wien.

——— (1881), Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien.

Zollikofer, Cl. (1926), Ueber geotropische Krümmungen von Paniceenkoleoptilen bei gehemmter Reizleitung. Planta 2, 10. Berlin.

——— (1928), Ueber Dorsiventralitätskrümmungen bei Keimlingen von Panicum und Sorghum und den Einfluss der Koleoptile auf das Mesokotylwachstum. Rec. trav. bot. néerl. 25A, 490. Amsterdam.